



**UNIVERSITE FRANÇOIS RABELAIS
TOURS**

Ecole Doctorale : Santé, Sciences, Technologies
Année Universitaire : 2001-2002



**THESE POUR OBTENIR LE GRADE DE
DOCTEUR DE L'UNIVERSITE DE TOURS**

Discipline : Sciences de la Vie Spécialité : Ecologie végétale

présentée et soutenue publiquement

par

Thierry CORNIER

le 14 mai 2002

**LA VEGETATION ALLUVIALE DE LA
LOIRE ENTRE LE CHAROLAIS ET
L'ANJOU : ESSAI DE MODELISATION
DE L'HYDROSYSTEME**

Tome 1 : Texte

Directeur de thèse :

Professeur Jean-Pierre BERTON

JURY :

BARBERO Marcel, Professeur, Université d'Aix-Marseille III

BERTON Jean-Pierre, Professeur, Université de Tours

CARBIENER Roland, Professeur honoraire, Université de Strasbourg I

HAURY Jacques, Professeur, Ecole Nationale Agronomique de Rennes

SCHNITZLER Annik, Professeur, Université de Metz

Rapporteur

Directeur de thèse

Président

Rapporteur

Codirectrice de thèse

Membre invité : MAMAN Lucien, Ingénieur écologue, Agence de l'Eau Loire-Bretagne

A mes parents...

...et à la Loire.

La Loire a de grands affluents qui se jettent dans ses eaux, à en croire la formule de nos « géographies » scolaires. Au vrai, ils s'apportent à elle, se mêlent à elle et se renoncent en elle. Mais on dirait qu'au terme de leur course ils hésitent quelques heures encore, le temps de s'habituer, de prendre sous un même ciel une grandissante ressemblance, les mêmes nuances, les mêmes méandres entre les mêmes bancs de sable, jusqu'à une identité qui les confonde d'avance avec le fleuve royal qu'ils vont devenir demain. Au lieu de suivre droit leur cours, ils l'infléchissent vers l'ouest, suivent parallèlement la Loire, la frôlent, prennent un peu de champ, reviennent ; et c'est comme par mégarde, par une osmose fortuite et soudaine, que les deux courants s'épousent et n'en font plus qu'un désormais.

Ainsi descend le Cher, de Véretz à Cinq-Mars-la-Pile, l'Indre, de Bréhémont au Port-Boulet. La Vienne, qui coule vers le nord, perçoit l'appel dès l'Ile-Bouchard. C'est elle, quant à moi, qui donnerait le mieux à sentir cette hésitation, ce désir de retarder encore, encore un peu, le moment où elle ne sera plus la Vienne. La Loire, de son côté, descend, se porte doucement au-devant. Du haut du coteau de Candes, j'ai admiré souvent la beauté, la grâce majestueuse de la courbe qui les unit dans une immensité d'eaux étales, d'îles, de feuillages, et les entraîne ensemble vers Saumur.

D'autres rivières, plus humbles et plus secrètes, l'Authion angevin, la Cisse tourangelle, à travers les saulaies, les oseraies, renoncent à leur propre vallée, se faufilent dans le lit majeur du grand fleuve comme le lézard vert sous les herbes.

*Maurice GENEVOIX,
Bestiaire enchanté*

REMERCIEMENTS

Au terme des travaux de cette thèse, je souhaite exprimer mes plus vifs remerciements au Professeur Jean-Pierre BERTON de l'Université François Rabelais de Tours et Directeur de thèse, pour l'enthousiasme et la confiance qu'il m'a toujours exprimée et qui m'a permis d'effectuer mes recherches dans de bonnes conditions au sein de Centre Universitaire de Chinon.

Mes remerciements vont ensuite au Professeur Annik SCHNITZLER qui a accepté de co-diriger cette thèse, qui m'a apporté une aide décisive dans la rédaction et qui m'a fait découvrir de nouveaux et fructueux horizons en écologie végétale.

J'exprime également ma gratitude à Lucien MAMAN, Ingénieur écologue de l'Équipe Pluridisciplinaire Plan Loire Grandeur Nature, qui a su, voilà quelques années, me mettre « le pied à l'étrier », m'a donné le goût et les moyens d'approfondir les champs de la végétation ligérienne et m'a toujours témoigné son amitié.

Je remercie Guy PAUTOU (Professeur honoraire de l'Université Joseph Fourier de Grenoble) pour l'intérêt qu'il a porté à mes travaux et pour la sympathie qu'il m'a toujours témoignée.

Je remercie également les autres membres du jury, les Professeurs Marcel BARBERO, Roland CARBIENER et Jacques HAURY pour l'attention qu'ils ont bien voulu porter à l'examen de ma thèse.

Je remercie Jean-Edme LOISEAU (Professeur honoraire de l'Université de Clermont-Ferrand), qui outre sa grande disponibilité et sa grande gentillesse, m'a apporté ses lumières exceptionnelles en floristique et en phytosociologie ligérienne.

Je remercie Michel BACCHI, pour son amitié, son aide, notamment en statistiques, ses nombreux conseils, suggestions et encouragements.

Je remercie François BOTTE, Président de la Société Botanique Ligérienne qui, il y a bientôt dix ans, a su éveiller ma flamme pour la botanique.

Je remercie André BACHOC, Directeur de la DIREN de Franche-Comté, ancien Chef du Service de Bassin Loire-Bretagne de la DIREN Centre et Yves MERILLON de la Direction Prospective et Projets de l'Agence de l'Eau Loire-Bretagne pour l'aide et l'intérêt qu'ils ont porté à mes travaux.

Je remercie toutes les personnes qui ont contribué, de près ou de loin, au bon déroulement de cette thèse (par ordre alphabétique) : François AYRAULT (Batelier et érudit du patrimoine historique et culturel ligérien), Stéphane BRAUD (DIREN Centre, Service de Bassin Loire-Bretagne [SBLB]), Serge BROSSEAU (collectionneur de cartes postales de Bréhémont), Nicolas-Gérard CAMP'HUIS (Directeur de l'Équipe pluridisciplinaire plan Loire grandeur nature), Olivier CLERICY (DIREN Centre, SBLB), Stéphane DESCLOUX (EDF, Unité de Production Centre, Limoges, anciennement à l'Association pour le Développement d'Enseignements Supérieurs en Val de Vienne [ADESVV], Centre Universitaire de Chinon), Nina DIEU (ADESVV), Jean-Claude FELZINES (Professeur honoraire du Lycée de Nevers), Philippe GARNIER (IUFRM Orléans-Tours et Groupe d'Études des Dynamiques Environnementales et Paysagères [GEDEP], Université de Tours), Zbigniew GASOWSKI (Expert en hydrologie, DIREN Centre et Président de l'Association des Etudes Ligériennes), Alain GAUTHERON (DIREN Centre, anciennement à l'Équipe pluridisciplinaire plan Loire grandeur nature), Emmanuèle GAUTIER (CNRS de Meudon), Jean-Noël GAUTIER (Équipe pluridisciplinaire plan Loire grandeur nature), Alain GENIN (Université de Tours, GEDEP), Raymond GRUFFAZ (Entente Interdépartementale pour la Démoustication Ain-Isère-Rhône-Savoie), Catherine HUCAULT (ADESVV), François de IZARRA (Érudit du patrimoine géographique, historique et culturel ligérien), Philippe JUGÉ (ADESVV), Jean JUSSEAUME (Service Maritime et de Navigation de Nantes, subdivision d'Angers), Dr Jean LAGEY (Secrétaire de la Société d'Histoire Naturelle d'Autun), Stéphane LEBRETON (Conseil Général de la Nièvre), Pierre LE FLOCH (Direction Départementale de l'Équipement d'Indre-et-Loire, subdivision de la navigation), Damien LEJAS (ADESVV), Jean-François MIGNOT (Agence de l'Eau Loire-Bretagne), Jean-Christophe POUPET (WWF du Bec d'Allier), Didier REINBOLD (DIREN Centre, SBLB), Lydia SACCO (DIREN Centre, SBLB), Marie-Nathalie SAVIGNAT (Agence de l'Eau Loire-Bretagne), Sylvie SERVAIN (Ecole Nationale Supérieure de la Nature et du Paysage de Blois et GEDEP de l'Université de Tours).

Enfin, je remercie les organismes qui ont contribué au financement de ce travail : l'Agence de l'Eau Loire-Bretagne, la Direction Régionale de l'Environnement du Centre et le Conseil Régional du Centre.

PREAMBULE

Dans cette thèse, certains termes sont utilisés dans un sens précis qui peut être différent du sens commun. Ainsi, lorsque le terme « val » est utilisé seul, il désigne la portion de territoire inondable située entre une levée de la Loire et le coteau. Lorsque l'expression « Val de Loire » est utilisée, elle désigne la vallée de la Loire en général. La définition des termes géomorphologiques est proposée dans le paragraphe 2.2.2 (p. 39).

La désignation des espèces végétales en latin suit la nomenclature botanique en principe la plus récente issue des dernières versions de l'Index Synonymique de la Flore de France (Kerguelen, 1993, 1998). Les noms d'espèce sont suivis des noms d'auteurs. Il s'est avéré préférable de restreindre l'utilisation des noms français afin de ne pas trop alourdir la présentation.

La désignation phytosociologique des groupements végétaux, des classes aux alliances, reprend les noms utilisés par la version provisoire du prodrome des végétations de France (Bardat *et al.*, 2000).

TABLE DES MATIERES

LISTE DES FIGURES.....	13
LISTE DES TABLEAUX.....	16
1 INTRODUCTION ET PROBLEMATIQUE	17
1.1 INTRODUCTION	17
1.1.1 Contexte actuel.....	17
1.1.2 Objectifs généraux et présentation	18
1.2 PROBLEMATIQUE	20
1.2.1 Investigations précédentes sur la flore et la végétation ligérienne	20
1.2.2 Les concepts de base : « river continuum concept », « flood pulse concept », hydrosystème fluvial.....	21
1.2.3 La prise en compte des échelles d'espace et de temps.....	22
1.2.4 Les stratégies des plantes face aux perturbations et aux stress.....	23
1.2.5 Les successions végétales.....	24
1.2.6 questions soulevées dans le cadre de ce travail.....	25
2 PRESENTATION GENERALE DU FLEUVE LOIRE.....	27
2.1 LE BASSIN DE LA LOIRE.....	27
2.1.1 Généralités	27
2.1.2 Géologie.....	27
2.1.3 Synthèse historique de l'évolution du réseau hydrologique de la Loire.....	27
2.1.4 Climat.....	29
2.1.4.1 Climat général	29
2.1.4.2 Le climat de la Loire moyenne	31
2.1.5 Conditions hydrologiques	32
2.1.5.1 Influences climatiques.....	32
2.1.5.2 Influences hydrogéologiques	33
2.1.5.3 Caractères spécifiques de l'hydrologie de la Loire.....	33
2.1.5.4 Les crues de la Loire	34
2.1.6 Qualité des eaux.....	35
2.1.6.1 Qualité physico-chimique	35
2.1.6.1.1 Caractéristiques générales.....	35
2.1.6.1.2 Les éléments nutritifs en Loire moyenne	36
2.1.6.2 Qualité biologique.....	37
2.2 LE COURS DE LA LOIRE DANS SA PLAINE ALLUVIALE	38
2.2.1 La sectorisation géomorphologique de la Loire.....	38
2.2.2 Organisation de la plaine alluviale en Loire moyenne.....	39
2.3 HISTORIQUE DES USAGES ET DE L'OCCUPATION DES SOLS DE LA LOIRE	41
2.3.1 L'édification des levées.....	41
2.3.2 La navigation commerciale.....	42
2.3.3 La déprise agricole du XX ^e siècle	43
2.3.4 Les extractions de granulats	43
3 BIODIVERSITE DU LIT DE LA LOIRE.....	45
3.1 PRESENTATION.....	45

3.2	L'ORIGINE DE LA BIODIVERSITE	45
3.2.1	<i>Les conditions géomorphologiques et sédimentaires</i>	45
3.2.1.1	L'originalité des conditions géomorphologiques et sédimentaires.....	45
3.2.1.2	Les sols et les substrats	46
3.2.2	<i>Les particularités du district phytogéographique du Val de Loire</i>	47
3.2.3	<i>Conditions microclimatiques</i>	47
3.3	SYNTHESE CRITIQUE DES CONNAISSANCES PALEOBOTANQUES	48
3.4	LES DIFFERENTES COMPOSANTES DE LA BIODIVERSITE	50
3.4.1	<i>Présentation de la biodiversité</i>	50
3.4.1.1	Rappel de la définition de la biodiversité.....	50
3.4.1.2	Biodiversité dans les divers groupes faunistiques.....	51
3.4.2	<i>La biodiversité végétale</i>	51
3.4.2.1	Mise en évidence de la diversité taxonomique	52
3.4.2.2	Mise en évidence de la diversité biogéographique	53
3.4.2.2.1	Cortèges de la composante atlantique	54
3.4.2.2.2	Cortèges de la composante méridionale.....	55
3.4.2.2.3	Cortèges à large distribution géographique	56
3.4.2.2.4	Les cortèges d'espèces d'origine américaine.....	58
3.4.2.2.5	Essai de synthèse.....	60
3.4.2.3	La diversité écologique	61
3.4.2.3.1	Biodiversité structurale	61
3.4.2.3.2	Biodiversité phytosociologique.....	62
3.4.2.3.3	Biodiversité des types écologiques	63
3.4.2.4	Mise en évidence de la diversité des types biologiques.....	63
3.4.2.5	Cas particulier des plantes allochtones	64
3.5	CONCLUSION SUR LA BIODIVERSITE	66
4	METHODOLOGIE	69
4.1	CADRE METHODOLOGIQUE.....	69
4.2	LES SITES D'ETUDE	70
4.2.1	<i>Justification du choix des sites</i>	70
4.2.2	<i>Présentation des sites principaux</i>	72
4.2.2.1	Le site du Bec d'Allier	72
4.2.2.1.1	Caractéristiques générales.....	72
4.2.2.1.2	Historique récent de l'occupation du sol et des usages.....	75
4.2.2.2	Le site de Montlouis-sur-Loire	76
4.2.2.2.1	Caractéristiques générales.....	76
4.2.2.2.2	Historique récent de l'occupation du sol et des usages.....	78
4.2.2.3	Le site de Bréhémont	78
4.2.2.3.1	Caractéristiques générales.....	78
4.2.2.3.2	Historique récent de l'occupation du sol et des usages.....	79
4.3	PROTOCOLES D'ECHANTILLONNAGE DE LA VEGETATION	82
4.3.1	<i>Stratégie d'échantillonnage</i>	82
4.3.2	<i>Relevés phytoécologiques</i>	83
4.3.2.1	Objets floristiques étudiés.....	83
4.3.2.2	Caractérisation et délimitation de la surface des relevés	83
4.3.2.2.1	Homogénéité physionomique	83
4.3.2.2.2	Homogénéité floristique.....	83
4.3.2.2.3	Homogénéité dans le temps	84
4.3.2.2.4	Aire minimale	86
4.3.2.3	Recouvrement	86
4.3.3	<i>Transects phytoécologiques</i>	86

4.3.4	<i>Profils d'architecture forestière</i>	87
4.3.4.1	Quelques bases de l'école architecturale	87
4.3.4.2	Sylvigénèse des forêts alluviales dans le cadre ligérien	89
4.4	PRISE EN COMPTE DES PARAMETRES ABIOTIQUES	90
4.4.1	<i>Analyse des substrats</i>	90
4.4.1.1	Prélèvements	90
4.4.1.2	Paramètres analysés	90
4.4.1.2.1	Composition granulométrique.....	90
4.4.1.2.2	Les autres paramètres analysés	91
4.4.1.3	Types d'analyses pratiquées.....	91
4.4.2	<i>Topographie</i>	92
4.4.3	<i>Facteur hydrique</i>	92
4.4.3.1	Présentation.....	92
4.4.3.1.1	Les effets de la submersion sur les sols et les plantes.....	92
4.4.3.1.2	L'hydrochorie.....	94
4.4.3.2	Prise en compte de l'hydrologie.....	94
4.4.3.3	Prise en compte du niveau des nappes	96
4.4.3.4	Qualité des eaux de surface et des eaux de nappe.....	97
4.4.3.4.1	Problématique	98
4.4.3.4.2	Prélèvements	98
4.4.3.4.3	Paramètres analysés	98
4.4.3.4.4	Analyses types effectuées	100
4.5	LES TECHNIQUES D'ANALYSES STATISTIQUES	100
4.5.1	<i>Les indices de diversité</i>	100
4.5.2	<i>L'Analyse Factorielle des Correspondances (AFC)</i>	101
4.5.3	<i>L'Analyse en Composantes Principales (ACP)</i>	101
4.5.4	<i>Les analyses inter et intra-classes</i>	101
4.5.5	<i>Les analyses de co-inertie</i>	102
5	RESULTATS ET DISCUSSION	103
5.1	LES PARAMETRES ABIOTIQUES	103
5.1.1	<i>Le facteur hydrique : inondabilité, amplitude de variation des lignes d'eau</i>	103
5.1.2	<i>Les substrats</i>	105
5.1.2.1	Approche par analyse des substrats en laboratoire	105
5.1.2.1.1	Bilan global des analyses	105
5.1.2.1.2	Caractères physico-chimiques du substrat en fonction de la profondeur.....	108
5.1.2.1.3	Caractérisation statistique des résultats d'analyse	111
5.1.2.2	Approche par évaluation de la texture sur le terrain	112
5.1.3	<i>La variabilité spatiale de la qualité des eaux</i>	112
5.1.3.1	Site du Bec d'Allier.....	112
5.1.3.1.1	Résultats obtenus au printemps 2000.....	112
5.1.3.1.2	Résultats obtenus à l'automne 2000.....	113
5.1.3.2	Site de Montlouis/Loire	114
5.1.3.2.1	Résultats obtenus à l'automne 2000.....	114
5.1.3.2.2	Résultats obtenus en décembre 2000	114
5.1.3.3	Site de Bréhémont.....	114
5.1.3.3.1	Résultats obtenus au printemps 2000.....	114
5.1.3.3.2	Résultats obtenus en décembre 2000	115
5.1.3.4	Synthèse sur la variabilité spatiale de la qualité des eaux.....	115
5.2	ANALYSE DE LA VEGETATION	117
5.2.1	<i>Diversité</i>	117

5.2.2	<i>Analyse qualitative des relevés phytoécologiques par l'approche statistique (AFC) ...</i>	118
5.2.3	<i>Représentation des communautés végétales dans l'espace</i>	122
5.2.3.1	Analyse par transect : mise en évidence des dimensions verticale et transversale de l'hydrosystème	122
5.2.3.2	Analyse en plan	126
5.2.3.2.1	Mise en évidence d'ensembles fonctionnels	126
5.2.3.2.2	La cartographie des formations végétales comme outil de gestion	127
5.3	DISTRIBUTION SPATIALE DES COMMUNAUTES VEGETALES EN FONCTION DES FACTEURS ABIOTIQUES DE L'HYDROSISTEME	131
5.3.1	<i>Apports des analyses inter et intra-classe</i>	131
5.3.1.1	Approche sur l'ensemble des communautés végétales et des sites	131
5.3.1.2	Approche différenciée des communautés ligneuses et herbacées	135
5.3.1.3	Approche en fonction des sites étudiés	136
5.3.2	<i>Apports de l'analyse de co-inertie</i>	137
5.3.2.1	Analyse de co-inertie sur 40 relevés phytoécologiques	137
5.3.2.2	Analyse de co-inertie sur l'ensemble des communautés végétales et des sites (249 relevés)	139
5.3.3	<i>Conclusion sur les analyses statistiques</i>	141
5.4	APPROCHE ARCHITECTURALE DES SUCCESSIONS DANS LES FORETS ALLUVIALES	142
5.4.1	<i>Forêt de bois tendres à Bréhémont</i>	142
5.4.2	<i>Forêt de bois durs au Bec d'Allier</i>	144
5.4.3	<i>Synthèse et discussion</i>	148
6	MODELE DE FONCTIONNEMENT DE L'HYDROSISTEME LIGERIEN	151
6.1	TYPOLOGIE DES COMMUNAUTES VEGETALES	151
6.1.1	<i>Communautés aquatiques</i>	151
6.1.1.1	Communautés algales	152
6.1.1.1.1	Algues filamenteuses et coloniales microphytiques	152
6.1.1.1.2	Algues benthiques macrophytiques	152
6.1.1.2	Communautés à hydrophytes flottants dominées par les lentilles d'eau	152
6.1.1.3	Communautés dominées par les potamots	153
6.1.1.4	Communautés dominées par les myriophylles et les nénuphars	153
6.1.1.5	Communautés dominées par les renoncules aquatiques des eaux stagnantes	153
6.1.1.6	Communautés dominées par les renoncules aquatiques des eaux courantes	153
6.1.2	<i>Communautés d'hélophytes, mégaphorbaies et ourlets riverains</i>	154
6.1.2.1	Communautés d'amphiphytes	154
6.1.2.2	Roselières	154
6.1.2.2.1	Phragmitaies	154
6.1.2.2.2	Autres roselières	154
6.1.2.3	Mégaphorbaies	155
6.1.2.4	Phalaridaies	155
6.1.2.5	Ourlets riverains	155
6.1.2.6	Magnocariçaies	156
6.1.3	<i>Communautés herbacées du lit mineur</i>	156
6.1.3.1	Communautés des grèves humides à développement estival	156
6.1.3.1.1	Communautés pionnières des sables humides du <i>Chenopodium rubri</i>	156
6.1.3.1.2	Communautés pionnières des vases exondées du <i>Nanocyperion flavescens</i>	158
6.1.3.1.3	Communautés des basses vaseuses du lit mineur du <i>Bidens tripartita</i>	159
6.1.3.2	Communautés des hautes grèves	159

6.1.3.2.1	Communauté à <i>Hieracium peleterianum</i> subsp. <i>ligericum</i> et <i>Corynephorus canescens</i>	159
6.1.3.2.2	Communautés pionnières alluviales des sables du lit mineur (friches herbacées héliophiles).....	160
6.1.4	<i>Prairies, landes, friches et autres communautés à l'écart du lit mineur</i>	161
6.1.4.1	Communautés hygrophiles.....	161
6.1.4.1.1	Communautés hygrophiles des dépressions pacagées	161
6.1.4.1.2	Prairies à <i>Elytrigia repens</i> et <i>Rumex crispus</i>	161
6.1.4.1.3	Communauté printanière à <i>Myosurus minimus</i>	162
6.1.4.1.4	Cariçaies.....	162
6.1.4.2	Prairies humides atlantiques.....	162
6.1.4.2.1	Prairies hygrophiles.....	162
6.1.4.2.2	Prairies mésohygrophiles de fauche.....	163
6.1.4.3	Prairies mésophiles et mésoxérophiles	163
6.1.4.3.1	Prairies mésophiles à <i>Arrhenatherum elatius</i> dominant	163
6.1.4.3.2	Prairies mésophiles à <i>Elytrigia campestris</i> x <i>repens</i> dominant	163
6.1.4.3.3	Prairies mésoxérophiles à xérophiles à <i>Elytrigia campestris</i> et/ou <i>Elytrigia campestris</i> x <i>intermedia</i>	163
6.1.4.4	Prairies pâturées mésophiles	164
6.1.4.5	Pelouses et autres communautés xérophiles à mésophiles du lit majeur	164
6.1.4.5.1	Pelouses à <i>Sedum</i> sp. plur. dominants.....	165
6.1.4.5.2	Pelouses à <i>Corynephorus canescens</i>	165
6.1.4.5.3	Pelouses à <i>Festuca longifolia</i>	165
6.1.4.5.4	Pelouses, landines à <i>Artemisia campestris</i>	166
6.1.4.6	Landes à genêts	166
6.1.4.6.1	Landes à <i>Cytisus scoparius</i>	166
6.1.4.6.2	Landes à <i>Cytisus oromediterraneus</i>	167
6.1.4.7	Fruticées	167
6.1.4.8	Fourrés précurseurs de la forêt de bois durs	167
6.1.5	<i>Communautés forestières</i>	167
6.1.5.1	Forêts de bois tendres.....	169
6.1.5.1.1	Les saulaies buissonnantes.....	169
6.1.5.1.2	Saulaies-peupleraies.....	170
6.1.5.1.3	Peupleraie sèche à <i>Populus nigra</i>	172
6.1.5.2	Forêts intermédiaires.....	172
6.1.5.3	Forêts de bois durs	173
6.1.5.3.1	Frênaies-ormaies	173
6.1.5.3.2	Chênaie alluviale à <i>Quercus robur</i>	174
6.1.5.3.3	Chênaies-charmaies	175
6.1.5.3.4	Chênaie sèche à <i>Quercus robur</i>	175
6.1.5.4	Autres types de forêts.....	175
6.1.5.4.1	Frênaies fraîches	175
6.1.5.4.2	Aulnaies-frênaies	176
6.2	REPARTITION LONGITUDINALE DES COMMUNAUTES VEGETALES	176
6.3	SCHEMAS DE SYNTHESE DE L'ORGANISATION DES COMMUNAUTES VEGETALES AU SEIN DE L'HYDROSYSTEME ET DE LEUR EVOLUTION DANS LE TEMPS	179
6.3.1	<i>Les communautés du lit endigué</i>	180
6.3.1.1	Évolution des communautés du lit mineur.....	182
6.3.1.2	Évolution des communautés du lit majeur.....	183
6.3.1.3	Cas particulier des communautés forestières	183
6.3.2	<i>Les communautés des vals inondables</i>	185
6.4	VERS UNE MODELISATION DU FONCTIONNEMENT DE L'HYDROSYSTEME.....	185

6.4.1	<i>Le modèle prédictif : intérêt et limites</i>	185
6.4.2	<i>Paramètres pris en compte</i>	187
6.4.2.1	Paramètre « inondabilité »	187
6.4.2.2	Paramètre « éloignement par rapport à un chenal actif ».....	191
6.4.2.3	Paramètre « texture visuelle de l'horizon superficiel ».....	195
6.4.3	<i>Exploitation du modèle</i>	199
6.4.3.1	Caractérisation auto-écologique des espèces	199
6.4.3.2	Exemple d'utilisation dans le cadre de la gestion du lit endigué de la Loire.....	199
6.4.3.3	Utilisation dans le cadre de la gestion globale de l'hydrosystème	201
7	CONCLUSION GENERALE	203
7.1	SYNTHESE DES RESULTATS	203
7.2	PERSPECTIVES	206
8	BIBLIOGRAPHIE	209

LISTE DES FIGURES ET DES TABLEAUX

LISTE DES FIGURES

Figure 1 – Une communauté végétale au sein de l’hydrosystème, sous de multiples influences.....	22
Figure 2 – Carte du bassin versant et des principales zones d’intérêt écologique de la Loire (d’après Cornier & Maman, à paraître).....	26
Figure 3 – Schéma d’évolution du réseau hydrographique de la Loire au Pliocène (d’après Macaire, 1983)	29
Figure 4 – Coefficients d’immodération des débits moyens mensuels de la Loire et de quelques fleuves méditerranéens et atlantiques (source UNESCO, d’après Wasson <i>et al.</i> , 1993, modifié).....	34
Figure 5 – Carte de la qualité générale des eaux de la Loire connue au 01/01/1994 (source : Agence de l’Eau Loire-Bretagne, DIREN in SDAGE Loire-Bretagne, Collectif, 1996)	36
Figure 6 – Organisation générale de la plaine alluviale en Loire moyenne.....	41
Figure 7 – Les divisions phytogéographiques de la Loire : synthèse personnelle	61
Figure 8 – Effectifs et fréquences des taxons des plantes vasculaires ligériennes en fonction des types biologiques.....	64
Figure 9 – Carte du bassin versant de la Loire et des sites d’études.....	72
Figure 10 – Le site du Bec d’Allier (Nièvre, Cher) avec localisation des transects phytoécologiques, des piézomètres et des prélèvements d’eau (source : carte ©IGN à 1/25000).....	74
Figure 11 – Débits moyens mensuels et inter-annuels de la Loire et de l’Allier et de la Loire respectivement en amont et en aval du Bec d’Allier (source : Agence de l’Eau Loire-Bretagne, 1995)	75
Figure 12 – Évolution du lit de la Loire entre le Bec d’Allier et Fourchambault depuis 1854 (source : E. Gautier <i>et al.</i> , 2000-A, PNRZH).....	76
Figure 13 – Le site de Montlouis/Loire (Indre-et-Loire) avec localisation des transects phytoécologiques, des piézomètres et des prélèvements d’eau (source : carte ©IGN à 1/25000)	77
Figure 14 – Débits moyens mensuels et inter-annuels de la Loire à Blois (source : Agence de l’Eau Loire-Bretagne, 1995).....	78
Figure 16 – Débits moyens mensuels et inter-annuels de la Loire à l’aval de la confluence avec le Cher (source : Agence de l’Eau Loire-Bretagne, 1995).....	79
Figure 15 – Le site de Bréhémont (Indre-et-Loire) avec localisation des transects phytoécologiques, des piézomètres et des prélèvements d’eau (source : carte ©IGN à 1/25000).....	80
Figure 17 – Évolution géomorphologique et de la couverture végétale sur le site de Bréhémont entre 1844 et 1995 (d’après de Froberville & Bacchi, 1995, modifié)	81
Figure 18 – Évolution de l’occupation du sol sur le site de Bréhémont dans le lit endigué et dans le val entre 1850 et 1997 (d’après Cornier <i>et al.</i> , 2000)	82
Figure 19 – Mise en évidence d’une surface hétérogène par l’existence d’un gradient floristique..	84
Figure 20 – Homogénéité floristique en fonction de l’échelle d’observation.....	84
Figure 21 – Hétérogénéité floristique dans le temps.....	85
Figure 22 – Obtention des données de fréquence d’inondation des espaces alluviaux échantillonnés	96
Figure 23 – Édification d’une courbe de correspondance hauteur/débit à Bréhémont (échelle CD 119) [source des données : BDHE, DIREN Centre]	96
Figure 24 – Inondabilité calculée pour 282 placettes phytoécologiques (par ordre croissant).....	103
Figure 25 – Amplitude annuelle de variation de la ligne d’eau évaluée pour 282 placettes phytoécologiques (par ordre croissant)	104

Figure 26 – Comparaison des niveaux d'eau (m NGF) de la Loire à Langeais (courbe du haut) et au niveau du piézomètre n° 12 (courbe du bas) entre mars 2000 et avril 2001	105
Figure 27-A – Caractérisation physico-chimique du substrat (horizon de surface) : valeurs statistiques pour 31 échantillons	106
Figure 27-B – Caractérisation chimique du substrat (horizon de surface) : valeurs statistiques pour 21 échantillons	107
Figure 28 – Caractérisation physico-chimique du substrat (horizon sous-jacent) : valeurs statistiques pour 29 échantillons	107
Figure 29 – Caractérisation physico-chimique du substrat (horizon inférieur) : valeurs statistiques pour 21 échantillons	108
Figure 30 – Variabilité des caractères physico-chimiques du substrat en fonction de la profondeur : cas d'une frênaie-ormie au Bec d'Allier	109
Figure 31 – Variabilité des caractères physico-chimiques du substrat en fonction de la profondeur : cas d'une saulaie-peupleraie à <i>Populus nigra</i> L. dominant au Bec d'Allier.....	109
Figure 32 – Variabilité des caractères physico-chimiques du substrat en fonction de la profondeur : cas d'une pelouse xérophile à <i>Corynephorus canescens</i> (L.) P. Beauv. à Bertignolles (Savigny-en-Véron, Indre-et-Loire).....	110
Figure 33 – Variabilité des caractères physico-chimiques du substrat en fonction de la profondeur : cas d'une prairie mésohygrophile du <i>Bromion racemosi</i> à <i>Fritillaria meleagris</i> L.	110
Figure 34 – Analyse en Composantes Principales sur les échantillons de sols (horizon de surface)	111
Figure 35-A – AFC globale sur l'ensemble des relevés phytoécologiques : distribution des relevés sur le plan factoriel F1-F2 (les numéros correspondent aux des relevés dont les caractéristiques sont mentionnées en annexe 4-A)	120
Figure 35-B – AFC globale sur l'ensemble des relevés phytoécologiques : distribution des espèces sur le plan factoriel F1-F2 (les numéros correspondent aux espèces dont les noms sont mentionnés dans l'encart à la fin du document)	121
Figure 35-C – AFC globale sur l'ensemble des relevés phytoécologiques : identification des groupes de relevés en communautés végétales (les numéros correspondent aux différentes communautés mentionnées plus haut)	122
Figure 36 – Légende des transects phytoécologiques	123
Figure 37 – Transect de végétation réalisé en amont de Digoin : communes de Chassenard, Allier et de L'Hôpital-le-Mercier, Saône-et-Loire (profil en travers topographique n° 41 réalisé en 1996)	124
Figure 38 – Transect de végétation réalisé au Bec d'Allier : lit endigué, communes de Cuffy, Cher et de Marzy, Nièvre (profil en travers topographique n° A159 réalisé en 1995).....	124
Figure 39 – Transect de végétation réalisé sur le site d'Ousson/Loire-Châtillon/Loire (Loiret) : lit endigué (profil en travers topographique n° B006 réalisé en 1995, modifié).....	125
Figure 40 – Transect de végétation réalisé sur le site de Montlouis/Loire : lit endigué, communes de Lussault/Loire et de Noizay, Indre-et-Loire (profil en travers topographique n° D016 réalisé en 1995)	125
Figure 41 – Transect de végétation réalisé sur le site de Bréhémont : communes de Bréhémont, Saint-Michel/Loire et de Saint-Patrice, Indre-et-Loire (profil en travers topographique n° PK217 réalisé en 1995)	126
Figure 42 – Carte simplifiée de la végétation du lit endigué et du val sur le site de Bréhémont (d'après Cornier <i>et al.</i> , 2000)	127
Figure 43 – Carte de la végétation (physionomie détaillée) au niveau du Bec d'Allier (Système d'Information sur l'Evolution du lit de la Loire, DIREN Centre)	129
Figure 44 – Carte de la végétation (physionomie détaillée) au niveau de Bréhémont (Système d'Information sur l'Evolution du lit de la Loire, DIREN Centre)	130
Figure 45 – Comparaison des premières valeurs propres des AFC simple et inter-classe des paramètres abiotiques discriminés	134

Figure 46 – Comparaison des premières valeurs propres des AFC simple et inter-classe des paramètres abiotiques discriminés pour les communautés ligneuses et herbacées.....	135
Figure 47 – Évolution en fonction des sites des rapports entre les premières valeurs propres de l'AFC simple avec celles des paramètres discriminés (lorsque le paramètre n'est pas discriminant, le point n'est pas représenté).....	136
Figure 48 – Analyse de co-inertie réalisée sur 40 relevés phytoécologiques	138
Figure 49 – Analyse de co-inertie réalisée sur 249 relevés phytoécologiques	140
Figure 50-A – Profil vertical des arbres du présent de la forêt de bois tendres de Bréhémont.....	143
Figure 50-B – Vue en plan des couronnes des arbres du présent de la forêt de bois tendres de Bréhémont.....	143
Figure 51-A – Profil vertical des arbres potentiels de la forêt de bois tendres de Bréhémont.....	144
Figure 51-B – Vue en plan des couronnes des arbres potentiels de la forêt de bois tendres de Bréhémont.....	144
Figure 52-A – Profil vertical des arbres du présent et du passé de la forêt de bois durs du Bec d'Allier	146
Figure 52-B – Vue en plan des couronnes des arbres du présent et du passé de la forêt de bois durs du Bec d'Allier.....	146
Figure 53-A – Profil vertical des arbres potentiels de la forêt de bois durs du Bec d'Allier	147
Figure 53-B – Vue en plan des couronnes des arbres potentiels de la forêt de bois durs du Bec d'Allier	147
Figure 54 – Organisation des communautés végétales dans le lit endigué de la Loire.....	181
Figure 55-A – Caractérisation des communautés végétales du lit mineur.....	182
Figure 55-B – Dynamique dans le temps des communautés végétales du lit mineur.....	182
Figure 56 – Caractérisation des communautés végétales du lit majeur endigué et dynamique dans le temps	183
Figure 57 – Caractérisation stationnelle selon les gradients textural et hydrique et évolution dans le temps des communautés forestières alluviales du lit endigué de la Loire	184
Figure 58 – Caractérisation des communautés végétales du val inondable et dynamique dans le temps	185
Figure 59-A – Analyse inter-classe du paramètre « inondabilité » (5 classes) : distribution des relevés phytoécologiques en fonction des barycentres des classes.....	188
Figure 59-B – Analyse inter-classe du paramètre « inondabilité » (5 classes) : distribution des relevés phytoécologiques	189
Figure 59-C – Analyse inter-classe du paramètre « inondabilité » (5 classes) : distribution des espèces	190
Figure 60-A – Analyse inter-classe du paramètre « éloignement par rapport à un chenal actif » : distribution des relevés phytoécologiques en fonction des barycentres des classes.....	192
Figure 60-B – Analyse inter-classe du paramètre « éloignement par rapport à un chenal actif » : distribution des relevés phytoécologiques	193
Figure 60-C – Analyse inter-classe du paramètre « éloignement par rapport à un chenal actif » : distribution des espèces.....	194
Figure 61-A – Analyse inter-classe du paramètre « texture visuelle de l'horizon superficiel » : distribution des relevés phytoécologiques en fonction des barycentres des classes.....	196
Figure 61-B – Analyse inter-classe du paramètre « texture visuelle de l'horizon superficiel » : distribution des relevés phytoécologiques	197
Figure 61-C – Analyse inter-classe du paramètre « texture visuelle de l'horizon superficiel » : distribution des espèces.....	198
Figure 62 – Exemple fictif d'aménagement en vue de la réactivation d'un chenal secondaire.....	200

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1 – Synthèse des caractéristiques climatiques de quelques localités du bassin de la Loire (source : données 1951-1980 de la Météorologie Nationale <i>in</i> Kessler & Chambraud, 1990) .	31
Tableau 2 – Exemple de variations de températures diurnes à la surface du sol dans un bras de Loire à l'étiage (16 août 1984 aux Ponts-de-Cé (Maine-et-Loire), d'après Corillion, 1995, modifié).....	48
Tableau 3 – Richesse taxonomique des groupes faunistiques de l'hydrosystème Loire (d'après Berton & Cornier, à paraître)	51
Tableau 4 – Répartition des taxons dans les familles les plus significatives.....	53
Tableau 5 – Espèces alluviales des cortèges de la composante atlantique (d'après Corillion, 1989 modifié).....	54
Tableau 6 – Espèces alluviales des cortèges de la composante méridionale (d'après Corillion, 1989 modifié).....	56
Tableau 7 – Espèces alluviales des cortèges à large distribution géographique (d'après Corillion, 1989 modifié).....	58
Tableau 8 – Espèces alluviales des cortèges d'origine américaine (d'après Corillion, 1989, modifié)	59
Tableau 9 – Répartition des groupement végétaux de la plaine alluviale de la Loire et de la France à différents niveaux syntaxonomiques.....	62
Tableau 10 – Désignation des fractions et des tailles granulométriques	91
Tableau 11 – Désignation des autres paramètres physico-chimiques analysés	91
Tableau 12 – Répartition des prélèvements et des paramètres analysés en fonction du type d'analyses.....	100
Tableau 13 – Indices de diversité calculés pour l'ensemble des relevés phytoécologiques et pour des groupements végétaux particuliers	117
Tableau 14 – Limites et définitions des classes de paramètres abiotiques fondamentaux et intégrés	132
Tableau 15 – Récapitulatif de l'information acquise dans l'analyse de co-inertie réalisée sur 40 relevés phytoécologiques	139
Tableau 16 – Récapitulatif de l'information acquise dans l'analyse de co-inertie réalisée sur l'ensemble des communautés végétales et des sites (249 relevés)	141
Tableau 17 – Répartition longitudinale des communautés végétales désignées dans la typologie	178
Tableau 18 – Exemple fictif de modification des paramètres « inondabilité », « éloignement par rapport à un chenal actif » et « texture » après aménagement	201

1 INTRODUCTION ET PROBLEMATIQUE

1.1 INTRODUCTION

1.1.1 CONTEXTE ACTUEL

A l'heure où la vallée de la Loire, en tant que paysage culturel, est inscrite par l'UNESCO dans le patrimoine mondial de l'humanité, il devient de plus en plus nécessaire de bien analyser les milieux naturels du fleuve et de comprendre le fonctionnement écologique des différentes entités qui participent à sa dynamique. Bien que considérée comme le « dernier fleuve sauvage d'Europe », la Loire a conservé ou retrouvé certains caractères de « fonctionnement naturel » que les autres fleuves de France ou d'Europe occidentale ont perdu au cours des dernières décennies. Ainsi, la Loire, bien que corsetée dans un système de levées¹, possède encore un espace de liberté morphologique, sédimentaire et écologique dans lequel s'initient et se développent des successions végétales originales qui restent assez peu influencées par les actions anthropiques. L'hétérogénéité spatiale et temporelle des conditions physiques de l'hydrosystème² est à l'origine d'une grande variété et d'une grande variabilité des biotopes (le fleuve « capricieux » décrit dans la littérature) qui se traduit par une forte biodiversité. Certaines formations végétales ou morphologiques comme les saulaies, les cariçaies frangeantes, les îles ou les grèves caractérisent nettement les paysages ligériens. Ce sont ces paysages « naturels » typiques³ que le public affectionne et qui identifient la Loire à coup sûr.

La Loire, réservoir de biodiversité reconnu, a pourtant longtemps été négligée sur le plan scientifique. A la différence d'autres fleuves d'Europe occidentale, il n'y a pas eu de recherches coordonnées sur les milieux naturels comme les PIREN (Programmes Interdisciplinaires de Recherches sur l'Environnement). Ce fait ne signifie pas qu'il n'y ait pas eu d'investigations d'un grand intérêt et d'un très haut niveau, mais elles sont restées la plupart du temps isolées, limitées géographiquement, et n'ont pas été relayées par des suivis ultérieurs. Les actions en cours dans le cadre du Plan Loire Grandeur Nature⁴ tentent de remédier aux déficits de connaissances constatés. En effet, ces lacunes sont autant d'obstacles à la gestion de la Loire et de sa plaine alluviale. Complémentairement, un Programme National de Recherche sur les Zones Humides (1997-2001) est en cours de finalisation (Gautier *et al.*, 2000) Il vise notamment à caractériser du point de vue géomorphologique et biologique l'espace de liberté du fleuve.

La présente thèse, avec d'autres (Grosbois, 1998, Bacchi, 2000, Garcia, 2000, Rodrigues, en cours) s'inscrit donc dans un certain renouveau de la recherche scientifique sur la Loire. Ce renouveau a notamment été initié par la dynamique liée au Plan Loire grandeur nature. Ce plan d'aménagement global, initié en 1994, est financé par l'Etat, l'Agence de l'Eau Loire-Bretagne et les collectivités territoriales⁵. Le Programme Interrégional Loire Grandeur Nature vise à concilier la

¹ digues insubmersibles sur le cours moyen de la Loire, soit entre le Bec d'Allier (Nevers) et le Bec de Maine (Angers). En amont du Bec d'Allier, le val est « libre » et la Loire peut, en général, divaguer sur l'ensemble de sa plaine alluviale.

² la définition de ce terme est fournie plus loin

³ en dehors du patrimoine bâti

⁴ rebaptisé en 1999, Programme Interrégional Loire grandeur nature

⁵ Les collectivités du bassin de la Loire sont rassemblées au sein de l'EP Loire (ex EPALA : Établissement Public d'Aménagement de la Loire et de ses Affluents) c'est un ETB (établissement public territorial de bassin) qui intervient pour le compte des collectivités à l'échelle du bassin.

sécurité des biens et des personnes (vis-à-vis des inondations), la protection de l'environnement et le développement économique dans une perspective durable. Il définit plusieurs programmes d'action. Le programme de restauration et d'entretien du lit de la Loire et de l'Allier consiste à intervenir dans le Domaine Public Fluvial, sur l'initiative de l'Etat, afin de :

- restaurer les capacités d'écoulement du fleuve, à la suite du comblement progressif des chenaux secondaires et au développement excessif de la végétation ligneuse qui provoquent un frein à l'écoulement et des risques accrus d'inondation par le relèvement des lignes d'eau en crue,
- contribuer au relèvement de la ligne d'eau d'étiage (en luttant contre l'incision du chenal principal par l'apport des sédiments prélevés par érosion latérale notamment : Bravard *et al.*, 1999 ; Belleudy, 2000).

Bien qu'elles ne constituent pas des objectifs de ce programme, les interventions pratiquées peuvent conduire à :

- la restauration d'une certaine dynamique de la végétation⁶, notamment en favorisant le renouvellement des communautés pionnières (saulaies buissonnantes et arborescentes, communautés hygrophiles à mésophiles des bras secondaires et autres annexes hydrauliques),
- la restauration de la diversité et la continuité des habitats piscicoles et des macro-invertébrés benthiques, etc.

Il existe un second programme de restauration des milieux naturels, dans lequel s'insère, entre autres, l'opération « retour aux sources » qui vise la restauration du Saumon atlantique sur le bassin de la Loire, et en particulier, les populations du haut Allier. Cela s'est traduit par la mise en place d'une salmoniculture à Chanteuges (Haute-Loire).

Les projets de restauration en vallée de la Loire rejoignent les objectifs de restauration planifiés pour d'autres fleuves d'Europe ou d'Amérique du nord. Toutefois, ces derniers restent encore timides, souvent réduits aux habitats aquatiques et fortement limités par les contraintes techniques et les conflits d'intérêts (Zöckler *et al.*, 2001). En outre, ces projets se heurtent encore trop souvent à une perception partielle du fonctionnement alluvial, ce qui représente un lourd handicap pour des écosystèmes classés parmi les plus complexes de l'hémisphère nord. Il est donc indispensable, pour évaluer les potentialités écologiques des grands fleuves et pour en faciliter la restauration, de rechercher les concepts et les indicateurs les plus intégrateurs et d'allier plusieurs disciplines de recherche telles que géomorphologie, hydrologie, définition des habitats, dynamique des populations, histoire du fleuve, impacts anthropiques, etc.

1.1.2 OBJECTIFS GENERAUX ET PRESENTATION

Afin de caractériser la dynamique spatiale et temporelle de la végétation, sur les plans qualitatif et quantitatif, plusieurs approches sont possibles. Dans cette thèse, l'approche phytoécologique a été privilégiée car elle a démontré son efficacité sur de nombreux hydrosystèmes fluviaux (Castella & Amoros, 1986 ; Pautou, 1975 ; Carbiener *et al.*, 1993 ; Schnitzler, 1988 ; etc.) et parce qu'elle semble la mieux en mesure de répondre aux objectifs fixés :

- identification des différentes communautés végétales de la plaine alluviale de la Loire,
- caractérisation de ces communautés végétales en fonction des conditions abiotiques et des gradients écologiques liés à la dynamique fluviale : durée/fréquence de submersion,

⁶ Dans le cadre du plan Loire, des investigations sur la végétation ont été lancées dès 1996 (Maman, 1998) et cette dernière a été considérée (parmi d'autres) comme un indicateur biologique pertinent pour les gestionnaires du fleuve.

profondeur de la nappe, processus morphologiques et sédimentaires, autres caractères édaphiques, phénomènes de colonisation, compétition, etc.

- caractérisation des successions végétales dans l'hydrosystème,
- mise en évidence des actions anthropiques qui influent sur le fonctionnement à différentes échelles,
- élaboration des bases pour la constitution d'un modèle de fonctionnement de l'hydrosystème à différentes échelles afin d'élaborer un outil d'expertise écologique pour la gestion de l'hydrosystème.

L'interprétation des données a largement tenu compte des concepts théoriques de l'écologie moderne, ce afin de proposer une généralisation ainsi qu'un modèle d'organisation et de fonctionnement global ou particulier des communautés végétales de la plaine alluviale. Outre l'acquisition de nouvelles données scientifiques en écologie végétale sur la Loire, ce travail possède également une finalité opérationnelle dans le cadre de la restauration et d'entretien du lit et de la gestion de l'hydrosystème en général.

A la suite de l'exposé des problématiques du travail et les principaux concepts utilisés, la deuxième partie de la thèse est consacrée à la présentation générale du fleuve. Après un rappel de la situation géographique, géologique, hydrologique et climatique du cours de Loire et de son bassin versant, nous nous sommes attachés à caractériser le lit et la plaine alluviale de Loire dans la dition couverte par cette étude.

La troisième partie, en grande partie bibliographique vise d'abord à caractériser les fondements de la biodiversité, y compris par une évocation paléobotanique. Ensuite, la biodiversité ligérienne est caractérisée dans diverses de ses composantes et selon plusieurs approches.

La quatrième partie est consacrée à la présentation des sites d'études et aux différentes méthodologies d'échantillonnage et de caractérisation de la végétation, ainsi qu'aux modalités de prise en compte des paramètres abiotiques tels que l'hydrologie et les substrats.

La cinquième partie porte sur l'analyse et l'interprétation des résultats. On évoque d'abord la variabilité spatiale et les implications, dans les différents compartiments de l'hydrosystème, des facteurs hydriques et édaphiques. Les outils statistiques, ont contribué à circonscrire les communautés végétales échantillonnées, à identifier les principaux gradients écologiques auxquels elles sont soumises. Par ailleurs, les analyses factorielles (inter-classe⁷ notamment) permettent de discriminer et de hiérarchiser objectivement les paramètres abiotiques majeurs qui déterminent la dynamique fluviale de l'hydrosystème. On vérifie ensuite la validité d'application de la méthode architecturale à la caractérisation des successions végétales qui se déroulent dans les forêts alluviales de la Loire. Cette caractérisation est suivie par un essai de généralisation de ces processus successionnels dans ces types de forêts.

Enfin, une sixième partie propose, grâce aux données historiques, cartographiques et des connaissances acquises par ailleurs, un modèle d'organisation de l'hydrosystème. Cela se traduit par la constitution d'une typologie des communautés végétales de l'hydrosystème. Nous présentons en outre, pour chaque compartiment de l'hydrosystème, un schéma d'organisation spatiale et temporelle des communautés végétales sous l'influence des paramètres majeurs qui régissent leur dynamique. Les données floristiques et stationnelles acquises permettent de proposer, grâce aux outils statistiques, un modèle prédictif (en tant qu'outil d'expertise écologique utile aux

⁷ La définition et l'intérêt de ces analyses est évoquée dans la partie méthodologique.

gestionnaires) de l'évolution des communautés végétales sous l'influence des choix de gestion ou d'aménagement.

1.2 PROBLEMATIQUE

Dans le contexte de ce travail, deux approches complémentaires sont proposées : une approche fondamentale qui vise à relier les données phytoécologiques inédites avec les concepts actuels de l'écologie et à en vérifier leur validité dans le cadre ligérien ; et une approche plus appliquée visant à proposer un outil utilisable pour la gestion raisonnée de l'hydrosystème.

Avant d'évoquer plus précisément la problématique de ce travail, les principaux concepts utilisés et les questions scientifiques soulevées, nous proposons ici, de rappeler brièvement les investigations floristiques et phytoécologiques déjà réalisées sur la Loire.

1.2.1 INVESTIGATIONS PRECEDENTES SUR LA FLORE ET LA VEGETATION LIGERIENNE

La Loire a très tôt fait l'objet d'investigations sur la flore et la végétation. En effet, dès le milieu du XVIII^e siècle, des botanistes comme Aubert du Petit-Thouars ont étudié la flore des bords du fleuve. Les contributions, d'abord modestes, se sont amplifiées au cours du XIX^e siècle avec, notamment, la flore du bassin de la Loire de Boreau (1857) ou des catalogues de plantes pour certains départements (Carion, 1865 pour la Saône-et-Loire, Franchet, 1885 pour le Loir-et-Cher, Jullien-Crosnier, 1890, Delaunay, 1873 et Tourlet, 1908 pour l'Indre-et-Loire, etc.). Dans la seconde moitié du XX^e siècle, on note encore quelques contributions importantes sur la floristique ligérienne : Corillion, 1981, 1982 ; Loiseau, 1953, 1976-1977, Loiseau & Felzines, 1988, 1990, 1990-1991, 1992. En revanche, les travaux qui concernent l'écologie végétale, la phytogéographie ou la phytosociologie ont débuté à une période beaucoup plus récente (Corillion, 1954, 1957, 1971, 1981, 1982, 1989 ; Grelon, 1976, 1981 ; Loiseau, 1976-1977, 1997 ; Loiseau & Braque, 1972 ; Loiseau & Felzines, 1988).

Des investigations phytoécologiques ou phytosociologiques précises ont été menées sur la Loire, elles ont concerné :

- soit des communautés végétales particulières comme les forêts (Schnitzler, 1995 ; Chevallier, 1996), les saulaies (Géhu & Franck, 1984), le lit mineur et les grèves (Grelon, 1976), le *Chenopodium rubri* (Wisskirchen, 1995), les prairies inondables atlantiques (de Foucault, 1984 ; Hendoux & Géhu, 1992 ; Pineau, 1995),
- soit des portions de Loire particulières (Armand & Ducerf, 1993, 1994 ; Hermant *et al.*, 1995 ; Frain, 1994 ; Tessier, 1998 ; Tessier *et al.*, 1999).

Mais dans ces études, plusieurs approches n'ont pas été prises en compte. Rares sont les auteurs qui se sont référés à une approche de l'ensemble des écosystèmes au sein de l'hydrosystème ligérien. Ensuite, l'approche, est restée souvent trop locale, d'où les difficultés pour généraliser les observations. Par ailleurs, peu de publications (en dehors de Grelon, 1976 ; Daudon, 1994, 1995) se sont intéressées à la caractérisation écologique des communautés végétales sous l'influence des principaux gradients, notamment hydrologiques, qui caractérisent l'hydrosystème ligérien ou encore à la dynamique temporelle de ces communautés.

Ce manque de connaissances sur la nature, la structure et le fonctionnement écologique des communautés végétales et des écosystèmes de la plaine alluviale de la Loire dans le contexte actuel

est un handicap pour les gestionnaires ou les décideurs qui envisagent des actions sur la végétation du lit. C'est pourquoi, il est apparu nécessaire de se doter de moyens d'expertise écologique afin de réaliser les travaux programmés dans les meilleures conditions possibles d'efficacité par rapport aux objectifs poursuivis, tout en conservant ou en favorisant la biodiversité (selon diverses de ses composantes).

A la lumière des études réalisées parfois depuis plus de trente ans sur d'autres fleuves français ou européens, cette thèse propose une nouvelle approche de la végétation de la Loire qui intègre les données scientifiques et les concepts modernes de l'écologie des plaines alluviales.

1.2.2 LES CONCEPTS DE BASE : « RIVER CONTINUUM CONCEPT », « FLOOD PULSE CONCEPT », HYDROSYSTEME FLUVIAL

La notion d'hydrosystème fluvial a été élaborée par Roux (1982) et Amoros & Petts (1993), sur la base d'autres concepts antérieurs comme ceux de « river continuum concept » qui souligne les liens longitudinaux amont/aval (Vannote *et al.*, 1980), le « flood pulse concept » qui intègre les connexions latérales entre le fleuve et la vallée inondable (Junk *et al.*, 1989).

L'hydrosystème concerne l'ensemble des écosystèmes épigés et hypogés, aquatiques, semi-aquatiques ou terrestres de la plaine alluviale en relation avec une nappe phréatique. Cet hydrosystème constitue un écosystème complexe (Forman & Godron, 1986 ; Blandin & Lamotte, 1988 ; Pautou & Manneville, 1995), qui regroupe divers écosystèmes interactifs et associés aux différents espaces (cf. fig. 1). Le concept d'hydrosystème met l'accent sur les échanges et les flux entre les différents compartiments et par conséquent sur l'importance de l'espace et du temps. Les flux, essentiellement véhiculés par l'eau, correspondent à trois dimensions :

- longitudinale : il représente la dimension amont-aval (voire aval-amont) par laquelle s'effectue le transit des débits liquides et solides (sédiments), mais également les flux énergétiques (énergie mécanique et cinétique liée au courant, énergie thermique liée à la température de l'eau, énergie potentielle assurée par le transport de matières particulières ou dissoutes, de nutriments, de diaspores ou autres propagules comme les œufs, larves ou insectes, etc.).
- transversale : c'est selon cette dimension bidirectionnelle⁸ que s'expriment en partie les flux énergétiques du chenal principal vers les marges de la plaine alluviale, entre les différents compartiments de l'hydrosystème, entre les différentes structures géomorphologiques (îles, franges-bords, boires, val⁹, etc.), mais aussi du versant et de la plaine alluviale ou encore des berges vers le chenal,
- verticale : il représente une dimension liée à la topographie et à l'hydrologie, aux fluctuations de la nappe alluviale, aux remontées d'eaux capillaires, etc. Cette dimension est particulièrement importante dans l'hydrosystème Loire moyenne dans la mesure où le substrat est très filtrant et les lignes d'eau très fluctuantes dans le temps, surtout dans le lit endigué.

Ces différents flux assurent des échanges d'informations et des transferts d'énergie entre les différentes biocénoses de l'hydrosystème.

⁸ dans la mesure où les échanges s'effectuent dans les deux sens

⁹ ces termes sont définis plus loin

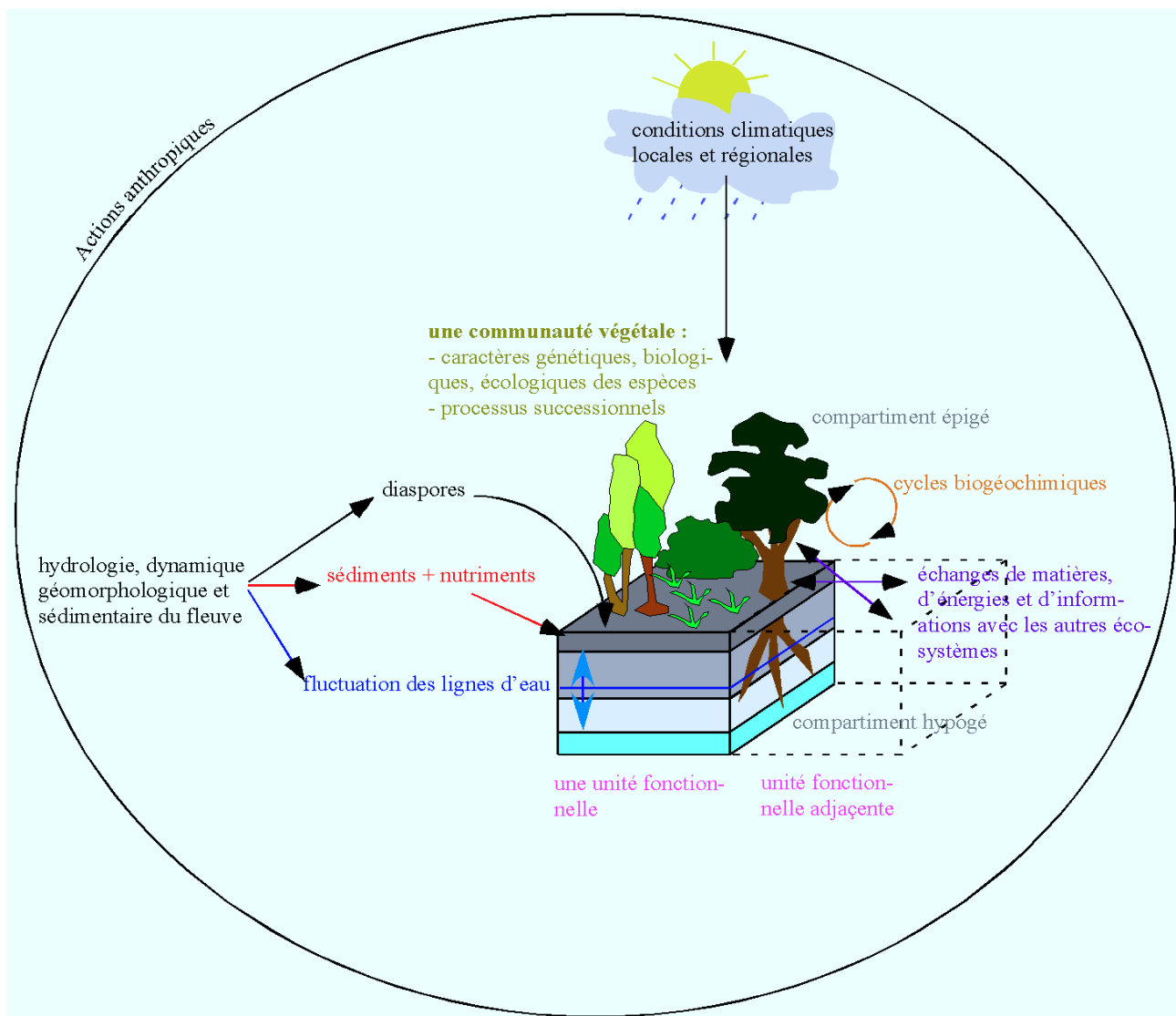


Figure 1 – Une communauté végétale au sein de l’hydrosystème, sous de multiples influences

1.2.3 LA PRISE EN COMPTE DES ECHELLES D’ESPACE ET DE TEMPS

Certains modèles conceptuels insistent sur les échelles spatio-temporelles (Hanski, 1987) sur lesquelles ces flux peuvent agir (parmi eux, citons Gregory *et al.*, 1991 ; Ward & Stanford, 1995 ; Bravard, 1998).

Ces échelles se réfèrent à la fréquence des inondations et à leur impact sur le milieu alluvial. Elles permettent de considérer l’ensemble du système fluvial à différents niveaux hiérarchiques. L’échelle géologique (du Tardiglaciaire et de l’Holocène), voire l’échelle historique permettent de comprendre la mise en place des fonds de vallée, la granulométrie des matériaux du fond, les périodes dominées par l’érosion et le transport de la charge sédimentaire plus ou moins intense (Bravard, 1998). On sait ainsi que la période Atlantique (8000-4700 ans BP) ou l’optimum climatique du Moyen-Age ont été favorables à une production dominante de fines. D’autres périodes comme le Dryas final/Préboréal (11000-9000 ans BP), une partie du Subboréal (4700-2800 ans BP), le début du Subatlantique ou premier Age du Fer (2800-2400 ans BP) ou encore le Petit Age Glaciaire (XIV^e-XIX^e siècles) ont été des périodes de transit des sédiments et de stockage alluvial (Striedter, 1988).

Ainsi, les inondations les plus spectaculaires (phénomènes paroxystiques), porteuses d'un maximum d'énergie cinétique, sont responsables des formes géomorphologiques qui persistent pour des siècles et qui sont « l'héritage » du fleuve.

Les inondations intermédiaires, quant à elles, déterminent le fonctionnement d'écosystèmes pour plusieurs décennies ou quelques siècles (zonation des arbres par exemple). Les inondations les plus fréquentes (annuelles) et les moins puissantes jouent sur le court terme : distribution et pourcentages de réussite des semis, dynamique des groupements pionniers herbacés des grèves, etc.

Les transferts amont-aval de matière et d'énergie (flux longitudinal) sont sous l'étroite dépendance des flux latéraux, grâce aux systèmes de rétention très efficaces que sont les écotones (Naiman & Décamps, 1990).

Les écotones forment les frontières de deux types très différents d'écosystèmes, par exemple entre eau et forêt ou eau et prairie. Cette frontière est sujette à d'actives interactions entre ces deux systèmes, qui lui sont propres. De ces systèmes de rétention a été déduit le concept de « flux en hélice » des nutriments (Webster, 1975). Les nutriments (à base de carbone, azote et phosphore) sont successivement assimilés à l'amont, puis stockés (notamment au sein des espaces suffisamment à l'abri des courants violents), recyclés et enfin relargués vers l'aval, passant plusieurs fois de l'état de matière vivante à la forme minérale. Plus les éléments nutritifs sont retenus dans une « hélice », plus le tronçon de l'hydrosystème où se passent ces échanges est productif. Les bras morts, les boires ou autres annexes hydrauliques, qui freinent l'entraînement des éléments nutritifs vers l'aval par le cours d'eau, sont donc très productifs (Amoros & Petts, 1993).

1.2.4 LES STRATEGIES DES PLANTES FACE AUX PERTURBATIONS ET AUX STRESS

Dans un hydrosystème, l'eau joue un rôle primordial dans la distribution spatiale et temporelle des plantes et de leurs groupements. L'eau constitue ainsi un facteur de perturbation et de stress (Grime, 1979).

Une **perturbation** (au sens de Grime, 1979) implique une destruction de biomasse, et par conséquent la mort partielle ou totale des plantes. Sur la Loire, la perturbation la plus courante est liée aux crues qui arrachent ou cassent les arbres ou les arbustes ou bien est consécutive à un apport massif de sédiments qui recouvre totalement ou partiellement des plantes ligneuses ou herbacées. Une telle perturbation est un phénomène très fréquent dans le lit mineur, alors qu'il ne survient dans le lit majeur qu'à l'occasion de fortes crues (cas des crues centennales du XIX^e siècle). Les plantes les plus aptes à résister aux perturbations ont développé une stratégie rudérale ou pionnière (Grime, 1979). Ainsi, ces plantes sont capables de se régénérer par voie végétative (clonage naturel) grâce au bouturage, au marcottage, d'ailleurs favorisé par les effets des perturbations. Les saules sont de bons exemples qui illustrent cette stratégie. Par ailleurs, compte tenu de la mobilité des substrats, des perpétuels remaniements qui surviennent dans le lit mineur du fleuve, les espèces rudérales ont une longévité assez faible et consacrent leur énergie à une croissance juvénile forte (jusqu'à 1,5-2 m par an chez *Salix alba* L., Grelon, 1976 et observations personnelles) et à la production massive de diaspores susceptibles de se propager loin du lieu d'émission (anémochorie et hydrochorie des graines, bouturages facilités chez des espèces aux rameaux très cassants comme chez *Salix fragilis* L.).

Un **stress** se traduit par une diminution de la production organique par carence ou par excès d'un paramètre physique de l'environnement (lumière, eau, nutriments). Sur la Loire, les stress les plus fréquents sont ceux liés à l'eau : soit par excès à cause de l'asphyxie dans les substrats subissant l'hydromorphie ou en période d'inondation, soit par déficit en période de basses eaux ou de sécheresse (ce fait est accentué par la présence de substrats très drainants). Les espèces les plus

aptes à ces phénomènes possèdent une stratégie stress-tolérante. Elles sont capables de développer des processus physiologiques et morphologiques adaptés à un stress donné comme les racines « aériennes » le long du tronc de certains saules permettant à ceux-ci de résister à l'asphyxie de la rhizosphère lors des inondations prolongées. Pour lutter contre l'asphyxie racinaire, certaines plantes hypertrophient leurs lenticelles et augmentent la porosité des racines en développant un aérénchyme afin de faciliter le transport interne d'oxygène des zones les moins oxygénées de la rhizosphère (Siebel, 1998). *A contrario*, les orpins (*Sedum* sp. plur.) que l'on rencontre sur les pelouses alluviales xérophiles de la Loire possèdent un port prostré et un feuillage crassulescent leur permettant de lutter contre les effets de la dessiccation.

Les stress et les perturbations dues à l'action de l'eau ne sont pas considérés comme des effets négatifs pour l'hydrosystème. Ils sont à l'origine d'une forte sélectivité des espèces, mais aussi de niveaux élevés de coexistence, ce qui explique en grande partie la richesse spécifique des grandes plaines. Notons seulement que les régimes des perturbations et stress en milieu alluvial créent des « refuges » floristiques pour les espèces pionnières, en général peu compétitives (au sens de Grime) et donc souvent rejetées des écosystèmes plus stables, et de tous les groupes trophiques qui leur sont inféodées. Ces refuges sont bien plus rares dans les écosystèmes de terre ferme. Sur la Loire, on note ainsi deux espèces endémiques liées aux grèves sablo-graveleuses régulièrement inondées en hiver et en conditions très dynamiques : *Hieracium peleterianum* subsp. *ligericum* Zahn et *Hieracium periphanoides* Zahn.

Ces notions soulignent l'importance à accorder à l'interdépendance spatio-temporelle qui lie les différentes parties d'un même hydrosystème. Comme tout système écologique, l'hydrosystème comporte des sous-systèmes hiérarchisés en plusieurs niveaux, et fortement interactifs. Les processus qui se déroulent sur de très vastes espaces et sur des durées longues exercent un contrôle sur les processus qui se déroulent plus rapidement et sur des espaces réduits.

1.2.5 LES SUCCESSIONS VEGETALES

Comme nous l'avons évoqué précédemment, l'hydrosystème Loire est soumis non seulement à des fluctuations des conditions stationnelles dans l'espace, mais également dans le temps. Les communautés végétales ne sont pas figées, mais elles évoluent sous l'action conjointe des paramètres physiques de l'environnement et biologiques propres aux plantes. Ces phénomènes de successions (Carbiener, 1970 ; Ellenberg, 1988) s'effectuent selon deux modes intimement liés (Pautou, 1975, 1984 ; Pautou *et. al.*, 1979, 1991 ; Pautou & Ponsero, 1996) : les processus allogéniques et autogéniques.

Les processus allogéniques, c'est-à-dire externes à la biocénose elle-même. Il s'agit des conditions abiotiques liées à la dynamique fluviale de l'hydrosystème (phénomène d'érosion et de sédimentation, énergie cinétique du courant, inondabilité, fluctuation des lignes d'eau, etc.). Ces processus président à l'installation des communautés pionnières (herbacées ou ligneuses) dans le lit mineur du fleuve.

Les processus autogéniques, c'est-à-dire internes à la biocénose. Ils résultent des paramètres biologiques de compétition inter et intraspécifique, des phénomènes d'allopédie, d'interaction avec la faune ou les autres groupes biologiques (prédation, commensalisme, parasitisme, symbiose, etc.). Les processus autogéniques, bien qu'apparaissant dès les stades pionniers (au moins pour les communautés forestières et herbacées vivaces) se développent davantage avec le vieillissement des communautés. Les communautés les moins soumises aux processus allogéniques se localisent donc dans le lit majeur du fleuve ou dans les points du lit mineur les plus à l'abri des perturbations les plus fortes générées par les écoulements. Cela implique qu'un sol peut se constituer, puis se

différencier, accueillir tout un cortège floristique (cryptogames, champignons notamment) et faunistique favorisant lui-même les processus autogéniques.

Une des particularités des interactions forêt-fleuve est illustrée par le fait que :

- les processus allogéniques (inondations, battements de nappe) restent fondamentaux dans le fonctionnement des forêts les plus évoluées, car ils sélectionnent les populations. En effet, si les inondations cessaient, les écosystèmes se transformeraient radicalement. C'est une des spécificités des écosystèmes alluviaux par rapport à ceux de terre ferme.
- la végétation agit sur les processus allogéniques en les modifiant (Pautou, 1988) : consolidation des berges, modifications locales des régimes hydrologiques par atterrissement, etc.). Mais ces modifications ne concernent bien sûr que de petites surfaces et sur des espaces de temps réduits.

En raison des adaptations physiologiques des plantes ligneuses aux contraintes du milieu, l'emprise des forêts alluviales est potentiellement considérable. En dehors des espaces trop souvent submergés, trop dynamiques ou trop secs, les forêts, en l'absence d'intervention humaine, couvrent la grande majorité de l'espace¹⁰. Les communautés herbacées, mises à part celles évoluant le long des chenaux actifs, des sites engorgés, ou encore sur les espaces les plus xériques sont toutes d'origine anthropique.

Le fonctionnement des forêts alluviales a été étudié par de multiples approches méthodologiques et conceptuelles (Otto, 1998), parmi lesquelles la phytosociologie, qui tient une grande place en Europe continentale. Les méthodes de la phytosociologie sont précieuses à la description et la compréhension de la sylvigénèse en milieu alluvial. Elle peut être utilement complétée par une autre approche, celle développée par l'école architecturale (Oldeman, 1974 ; Hallé *et al.* ; 1978 ; Oldeman, 1990 ; Rossignol *et al.*, 1998).

1.2.6 QUESTIONS SOULEVEES DANS LE CADRE DE CE TRAVAIL

Cette thèse, qui vise globalement à caractériser la dynamique de la végétation alluviale de la Loire a permis d'évoquer des hypothèses ou d'apporter des réponses aux sujets suivants :

- origine et mise en évidence de la biodiversité végétale de la plaine alluviale de la Loire dans ses diverses composantes : taxonomique, biogéographique, écologique, phytosociologique, biologique, etc.
- caractérisation et variabilité spatiale des substrats associés aux communautés végétales,
- variabilité spatio-temporelle de la qualité physico-chimique des eaux en fonction des sous-systèmes aquatiques et mise en évidence qualitative de la contribution de la végétation à cette qualité,
- mise en évidence, caractérisation et hiérarchisation des paramètres abiotiques majeurs structurant la dynamique spatiale et temporelle des communautés végétales,
- vérification de la validité et de l'intérêt de la méthode architecturale dans la caractérisation des successions dans les forêts alluviales ligériennes,
- caractérisation générale et mise en place de typologies¹¹ aussi exhaustives que possible des communautés végétales de la plaine alluviale de la Loire sur la section considérée,

¹⁰ Autrement dit, en l'absence de l'homme, la plaine alluviale serait pratiquement recouverte par la forêt, ce qui devait être le cas avant le Néolithique.

¹¹ dont une basée sur des considérations physionomiques et écologiques et une autre passant en revue l'ensemble des syntaxons et leur articulation jusqu'au niveau des associations

- schémas globaux d'organisation des communautés végétales dans la plaine alluviale et de leur évolution dans le temps,
- élaboration, intérêts et exploitation d'un modèle prédictif d'aide à l'expertise écologique dans le cadre de la gestion de l'hydrosystème.

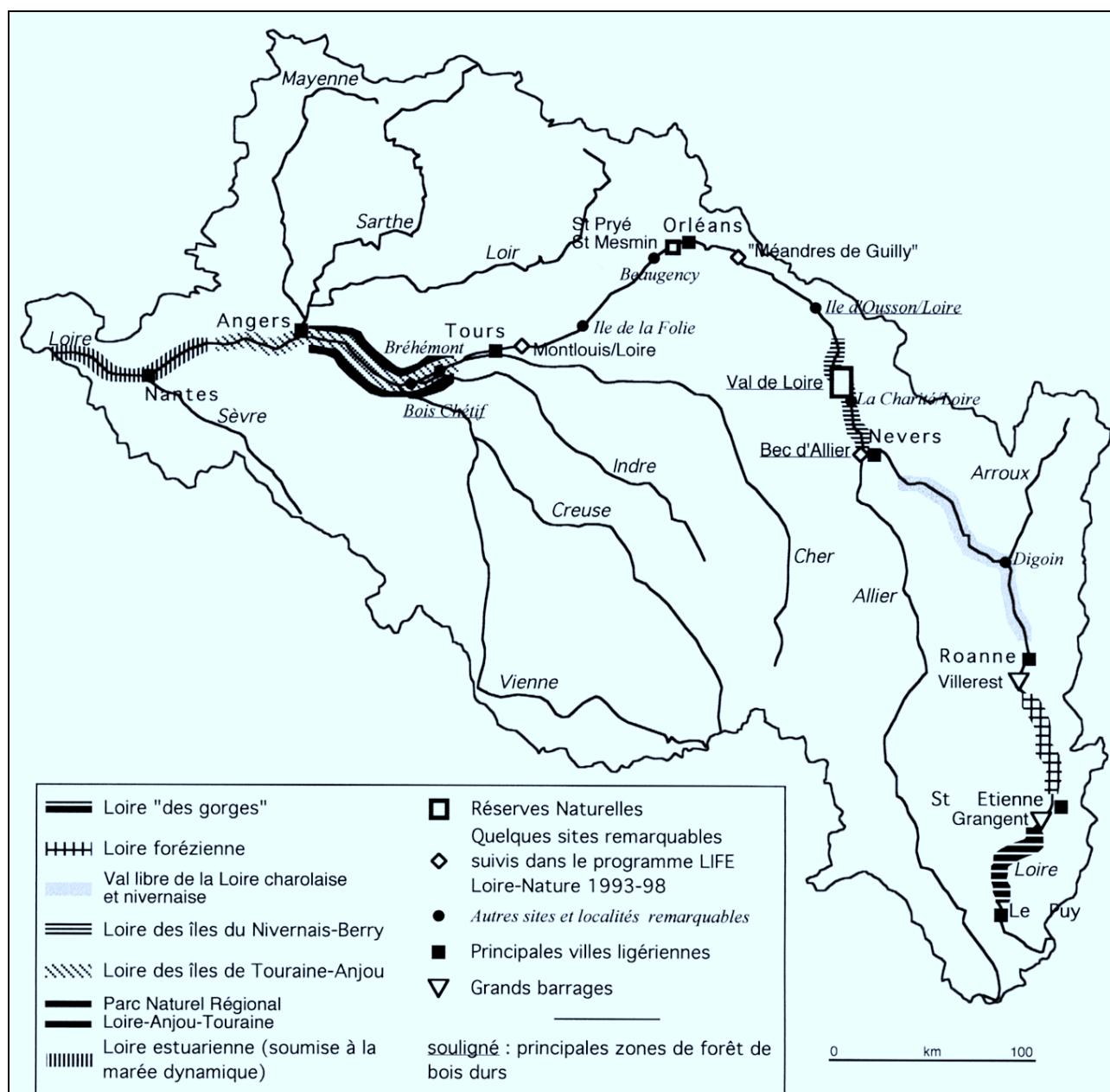


Figure 2 – Carte du bassin versant et des principales zones d'intérêt écologique de la Loire (d'après Cornier & Maman, à paraître)

2 PRESENTATION GENERALE DU FLEUVE LOIRE

2.1 LE BASSIN DE LA LOIRE

2.1.1 GENERALITES

Le bassin versant de la Loire (fig. 2) représente une superficie de 117 054 km², soit 1/5 du territoire métropolitain français. Il comprend 5700 communes, 33 départements, et 10 régions administratives. On y recensait, au début des années 1990, une population totale de 7 755 583 habitants, soit une densité de 66 hab./km² (Wasson *et al.*, 1993). Le fleuve prend sa source à l'altitude de 1408 mètres au Mont Gerbier-de-Joncs dans le sud-est du Massif Central (département de l'Ardèche). Les principaux affluents sont l'Allier (la moitié du débit moyen interrannuel) dans le haut bassin, le Cher (1/5 du module), la Vienne (1/3 du module) et la Maine (1/7 du module). Les affluents secondaires sont en rive droite, l'Arroux, qui draine le massif du Morvan, en rive gauche, l'Indre et la Sèvre nantaise, etc.

2.1.2 GEOLOGIE

Le bassin versant de la Loire s'étend sur des zones orogéniques paléozoïques du Massif Central dans la partie sud (bassin amont de la Loire et de l'Allier) et la partie sud-ouest (bassin de la Vienne) et du Massif Armoricaïn au nord-ouest (bassin de la Mayenne), ainsi que sur la couverture sédimentaire mésozoïque et cénozoïque du bassin parisien au centre (Loire moyenne) (Beaujeu-Garnier, 1972 ; Debelmas, 1974 ; Alcaydé *et al.*, 1990 ; Bacchi, 2000).

Le bassin de la Loire occupe par conséquent les trois unités géologiques suivantes :

- en amont, les granites, gneiss, micaschistes, voire localement les basaltes (volcans d'Auvergne notamment) ; la plaine d'inondation de la Loire est constituée de sédiments de l'Eocène et de l'Oligocène,
- en zone centrale, les couvertures sédimentaires successives du Carbonifère au Miocène,
- à l'aval, les granites, gneiss et micaschistes du Massif Armoricaïn au Carbonifère.

2.1.3 SYNTHÈSE HISTORIQUE DE L'ÉVOLUTION DU RÉSEAU HYDROLOGIQUE DE LA LOIRE

L'histoire géomorphologique et géologique du réseau hydrologique de la Loire a été étudiée par plusieurs auteurs (Denizot, 1927, 1968 ; Gigout, 1975 ; Macaire, 1981, 1983 ; Rasplus, 1982 ; Debrand-Passard, 1995 ; Bacchi, 2000).

La morphologie du bassin versant de la Loire est issue de l'histoire géologique des trois unités précédemment évoquées. Le réseau « préligérien » est pour une large part liée à la formation du Bassin Parisien qui a débuté au début du Trias (230 Ma BP).

L'érosion des chaînes hercyniennes et l'affaissement continental ont provoqué pendant cette période, une avancée des mers. La répétition des transgressions et des régressions marines dans le moitié nord de la France a été à l'origine de la formation des auréoles sédimentaires concentriques

du Bassin Parisien. Les plateaux de Touraine, par exemple, ont été générés directement par ces phénomènes ; ils datent du Crétacé supérieur ou sont plus récents.

Le réseau hydrographique actuel de la Loire s'est mis en place au cours du Quaternaire : c'est l'aboutissement d'une longue évolution au cours du Néogène (Debrand-Passard *et al.*, 1998 *in* Bacchi, 2000) que l'on peut résumer ainsi. Au cours du Miocène inférieur, une partie des flux sédimentaires en provenance du Massif Central s'est mêlée aux calcaires de Beauce pour former les sables et les marnes de l'Orléanais. Le réseau hydrographique débouchait alors dans un golfe de l'océan Atlantique (« mer redonienne ») qui s'avancait alors jusqu'en Touraine et dans le Blésois, contribuant à l'alimentation de la phase détritique terrigène des faluns.

Au Miocène moyen et supérieur, la mer se retire du Blésois et de la Touraine après le comblement du golfe ligérien par les sables et graviers argileux de Touraine dits « post-helvétiques » qui succèdent aux sables et marnes de l'Orléanais dans la cuvette solonchacée. Au fur et à mesure du comblement, le golfe progresse vers l'ouest jusqu'en Anjou où la « mer redonienne » est encore présente (faluns d'Anjou).

Le relèvement de la partie sud du bloc armoricain au Miocène terminal et au Pliocène inférieur empêche l'écoulement vers l'ouest des eaux et des sédiments du fleuve. Le réseau hydrographique suit alors la topographie déprimée selon un axe sud-nord en Beauce pour rejoindre la Manche en suivant le tracé de l'actuelle Seine (fig. 3-A). Au Pliocène supérieur, avec le rajeunissement du relief du Massif Central et le volcanisme du Mont Dore, la Loire abandonne définitivement son cours sud-nord pour reprendre son ancien tracé qui la conduit encore aujourd'hui à l'océan Atlantique (fig. 3-C). Entre les deux, a existé une phase intermédiaire au cours de laquelle les eaux de la Loire rejoignaient alternativement ou concomitamment l'océan atlantique ou la Manche (fig. 3-B).

Au cours du Quaternaire, la succession des périodes glaciaires et interglaciaires a provoqué l'alternance de phases d'érosion ou d'alluvionnement, notamment entre Nevers et Angers où la Loire traverse les formations mésozoïques et cénozoïques du sud du Bassin Parisien. Ces processus vont donner sa forme actuelle au relief du bassin versant et au réseau hydrographique ligérien.

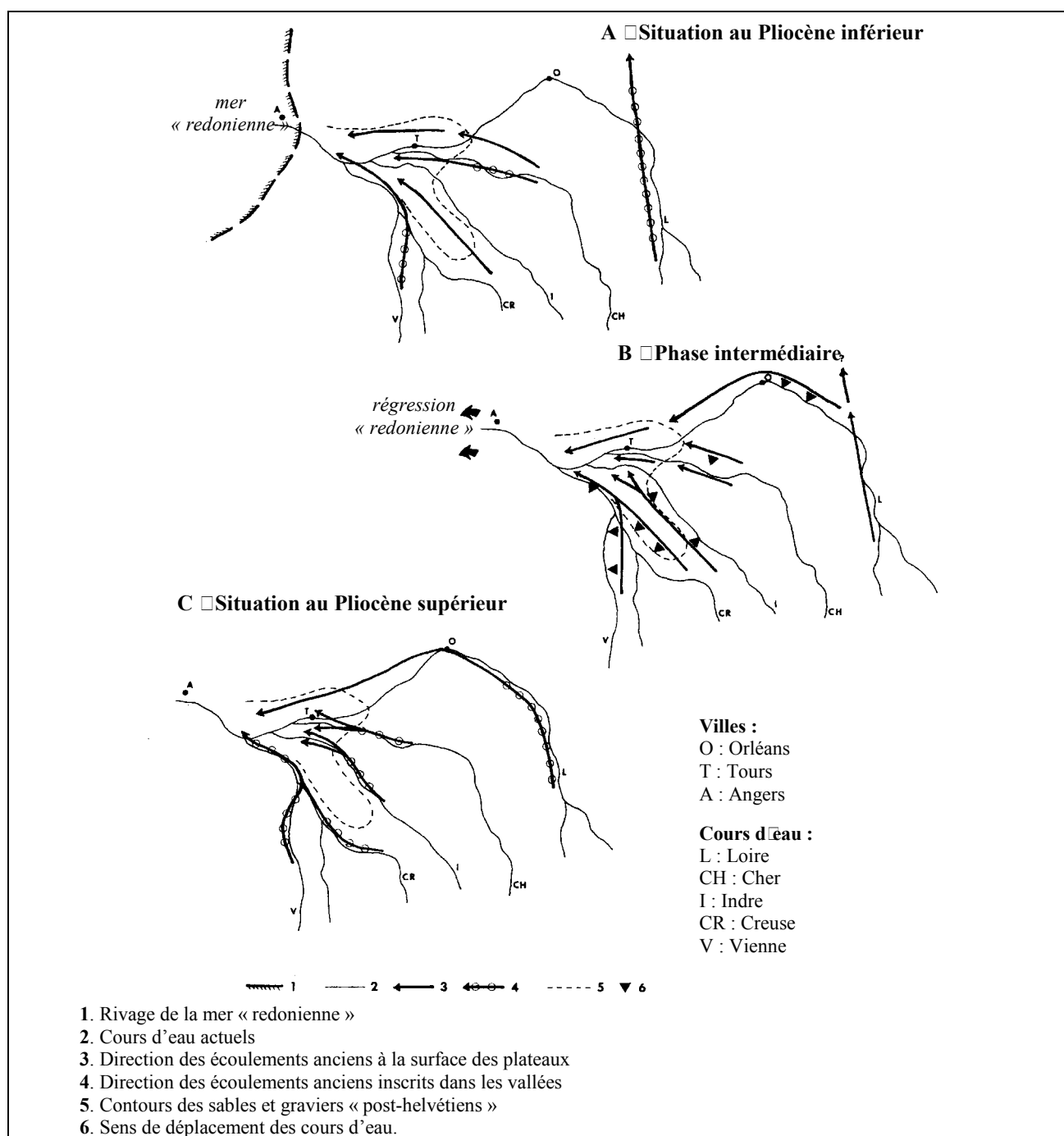


Figure 3 – Schéma d'évolution du réseau hydrographique de la Loire au Pliocène (d'après Macaire, 1983)

2.1.4 CLIMAT

2.1.4.1 Climat général

Le climat qui règne sur le bassin ligérien est influencé par deux paramètres majeurs : la disposition des reliefs et le rôle des masses d'air. On constate en effet un étagement altitudinal dégressif d'ouest en est et du sud vers le nord. Le bassin est marqué par la prédominance des vents d'ouest qui s'engouffrent loin à l'intérieur des terres (jusqu'au XIX^e siècle, la navigation commerciale montante à voile se faisait grâce à eux jusqu'à Orléans). Par ailleurs, le talus cévenol

dans le sud des hauts bassins de la Loire et de l'Allier joue un rôle majeur dans la confrontation des masses d'air atlantiques et méditerranéennes.

Les données climatiques (Kessler & Chambraud, 1990) mettent en évidence une dominante atlantique caractérisée par une relative douceur thermique et des précipitations peu abondantes (600 à 700 mm annuels), à l'exception de certaines localités vendéennes ou mancelles où l'accentuation du relief suffit à condenser les masses d'air humide en provenance de l'Atlantique (Wasson *et al.*, 1993) avec des précipitations annuelles de 800 à plus de 1000 mm par an. Une légère tendance continentale apparaît à l'est d'Angers au niveau des températures avec des régimes nycthéméraux et saisonniers plus prononcés.

A contrario, le Massif Central possède un climat beaucoup plus rigoureux avec l'abaissement des températures hivernales et l'accroissement net des précipitations (supérieures localement à 1500 mm sur les hauts bassins de la Loire, de l'Allier, de la Vienne ou de l'Arroux). La limite altitudinale inférieure du climat de montagne se situe aux alentours de 700 m ; ce climat est caractérisé par une couverture neigeuse hivernale et l'abondance des précipitations (tab. 1). Par ailleurs, l'altitude accentue les tendances continentales dans les zones de plaines intérieures (exemple des bassins d'effondrement de Limagne ou du Forez) avec des amplitudes thermiques plus fortes et des déficits hydriques plus marqués, incomplètement compensés par les orages estivaux. Enfin, la montagne est marquée par l'existence de pluies ou d'orages brutaux dits cévenols sur les hauts bassins de la Loire et de l'Allier.

Localité, n° département (altitude)	Température moyenne annuelle minimale □ maximale (°C)	Précipitations moyenne annuelle (mm)	Nombre de jours avec gelée	Nombre de jours avec chute de neige
Le Puy (Chadrac), 43 (714 m)	4.2 – 14.0	660	96	46
Saint-Étienne (Bouthéon), 42 (398 m)	5.1 – 15.3	720	81	25
Roanne (Riorges), 42 (≈ 265 m)	5.8 – 16.7	nc	nc	nc
Saint-Yan, 71 (240 m)	5.2 – 15.2	800	79	18
Nevers, Fourchambault, 58 (176 m)	5.4 – 15.3	800	74	18
Orléans (Bricy), 45 (≈ 110 m)	6.0 – 15.0	620	63	14
Blois, 41 (≈ 70 m)	6.7 – 16.0	670		
Tours (Parçay-Meslay), 37 (≈ 80 m)	6.8 – 15.4	680	50	11
Angers (Avrillé), 49 (≈ 40 m)	6.8 – 15.8	600	46	7
Nantes (Château-Bougon), 44 (≈ 10 m)	7.3 – 16.1	790	39	5
Puy de Dôme, 63 (1461 m)	1.5 – 7.2	1000	153	78
Clermont-Ferrand (Aulnat), 63 (≈ 400 m)	5.7 – 15.9	590	72	22
Vichy (Charmeil), 03 (≈ 300 m)	5.1 – 15.9	800	83	20
Moulins (Yzeure), 03 (240 m)	6.2 – 15.7	680		
Château-Chinon, 58 (598 m) [situé à la bordure extérieure du bassin]	5.7 – 12.5	1260	75	44
Montluçon, 03 (≈ 220 m)	6.7 – 15.9	680	nc	nc
Bourges, 18 (157 m)	6.4 – 15.4	720	55	15
Châteauroux (Déols), 36 (≈ 150 m)	6.5 – 15.3	740	56	15
Guéret, 23 (≈ 460 m)	5.6 – 14.3	960	68	
Limoges, Bellegarde 87 (≈ 300 m)	7.0 – 14.0	940	47	17
Poitiers (Biard), 86 (≈ 120 m)	6.6 – 15.8	700	54	11
Châteaudun (Jallans), 28 (≈ 140 m)	5.7 – 14.9	610	63	13
Le Mans (Arnage), 72 (≈ 40m)	6.3 – 15.6	680	59	11
Laval (La Perrine), 53 (≈ 65 m)	7.2 – 15.9	nc	nc	nc

Tableau 1 – Synthèse des caractéristiques climatiques de quelques localités du bassin de la Loire (source : données 1951-1980 de la Météorologie Nationale *in* Kessler & Chambraud, 1990)

2.1.4.2 Le climat de la Loire moyenne

La végétation est un bon moyen pour caractériser les différentes régions climatiques de la France. Ainsi, la flore et la chorologie servent à définir les différentes divisions phytogéographiques. Les conditions climatiques de la vallée alluviale du cours moyen de la Loire sont particulières compte tenu de la superposition d'un climat général (paragraphe précédent), de climats locaux, voire de microclimats. Le couloir ligérien possède un climat sensiblement différent des territoires avoisinants. Depuis la Saône-et-Loire, et plus encore à partir du Bec d'Allier, la Loire traverse le secteur phytogéographique franco-atlantique (domaine atlantique, région eurosibérienne, empire holarctique) en passant par le sous-secteur ligérien puis le sous-secteur armorico-normand (Delpech *et al.*, 1985). La Loire moyenne constitue donc une unité originale en traversant plusieurs régions différentes (Corillion, 1989, Loiseau & Braque, 1972) et est caractérisée en partie par une végétation largement azonale (Ellenberg, 1988), c'est-à-dire sous l'influence prépondérante des conditions abiotiques particulières qui règnent dans l'hydrosystème (dynamique fluviale, bilan hydrique, régime de perturbation et de stress écologique) ; les conditions climatiques régionales ne jouant qu'un rôle secondaire. Le couloir ligérien, essentiellement limité par la plaine alluviale a été identifié comme tel dans la délimitation des hydroécorégions (Wasson *et al.*, 1993).

L'orientation ouest-est du cours occidental, la pénétration avancée des masses d'air océaniques dans le couloir ligérien et la présence de substrat globalement sableux à graveleux expliquent en grande partie l'existence d'un climat local plus doux dans l'ensemble du Val de Loire. De l'estuaire à la Sologne, les amplitudes thermiques du Val sont toujours plus faibles qu'au nord ou au sud du fleuve. Le contour de la ligne isotherme +11 °C englobe étroitement la Loire de la côte à la région d'Orléans. Ce phénomène ne s'observe que dans le sud de la France au niveau de la vallée de la Dordogne (Corillion, 1995). A la différence d'autres cours d'eau, après une période de hautes-eaux, le substrat globalement très filtrant ne retient pas longtemps des eaux à la surface du sol. Ainsi, vis-à-vis du rayonnement incident, très peu d'énergie est consacrée à l'évaporation des eaux retenues sur le sol (chaleur latente de vaporisation). Par conséquent, cette énergie non consommée engendre des températures un peu plus élevées (P. Garnier, com. pers.).

2.1.5 CONDITIONS HYDROLOGIQUES

2.1.5.1 Influences climatiques

Compte tenu du climat dominé par les influences océaniques, la Loire connaît généralement des hautes eaux hivernales et un étiage estival. D'autre part, elle est caractérisée par une très grande variabilité de son régime hydrologique, avec des alternances rapides de crues et d'étiages quelquefois sévères.

Le bassin de la Loire recèle quelques particularités qui influent sur le climat et les écoulements (Wasson *et al.*, 1993) et qui sont rappelées ici.

Les précipitations utiles (excédant l'évapotranspiration) contribuent de façon déterminante à la formation et aux caractéristiques de l'écoulement. Elles sont particulièrement excédentaires dans les hauts bassins du Massif Central.

L'aire d'extension des orages cévenols, générateurs de crues violentes dans les hauts bassins semble s'étendre au-delà des Cévennes vers l'ouest.

Il existe une grande variabilité des séquences hivernales (plus ou moins de précipitations neigeuses, épisodes plus ou moins froids), notamment du fait de la relative modestie des altitudes des hauts bassins et du partage du territoire entre plusieurs provinces climatiques. Cette variabilité entraîne une très grande irrégularité hydraulique en fonction de l'étendue, de l'épaisseur et de la durée de la couverture nivale, ainsi que de l'étendue des formations géologiques superficielles. Certaines pluies de printemps peuvent être génératrices de crues si elles surviennent sur une couverture nivale reposant sur des sols gelés : l'évaporation et l'infiltration étant nulle, le coefficient d'écoulement se rapproche voire dépasse 100 %, dans la mesure où les précipitations se cumulent avec la fusion nivale (Staron, 1993). Cette idée est néanmoins discutable (Z. Gasowski, com. pers.) dans la mesure où le manteau neigeux forme une sorte d'éponge en retardant les écoulements des eaux de pluie et parce que les contrastes thermiques (réchauffements brutaux) ne sont pas suffisants, à la différence des fleuves d'Europe de l'est soumis à un régime climatique continental strict.

Les caractéristiques climatiques évoquées précédemment sont à l'origine d'étés secs et donc d'étiages sévères accentués par l'absence de nappes aquifères importantes (peu épaisses en particulier) sur la plus grande partie du bassin. En effet, les faibles quantités d'eau stockées dans les nappes alluviales contribuent fort peu au soutien des étiages estivaux.

La relative douceur des hivers (bassins moyen et aval) n'empêche pas des coups de froids généralisés en mesure de favoriser la formation des embâcles de glace qui peuvent provoquer des

dégâts parfois importants sur des infrastructures comme les ponts, les quais ou les levées, ou bien engendrer des changements brutaux dans la forme du lit fluvial : basculement du chenal principal d'une rive à l'autre (Babonaux, 1970).

2.1.5.2 Influences hydrogéologiques

Dans la partie amont du bassin, ainsi que dans le Massif Armoricaire, les roches cristallines dominent, alors que les roches sédimentaires occupent le bassin moyen et aval. La ressource en eau est donc essentiellement superficielle à l'amont et souterraine à partir des Limagnes (bassins d'effondrement avec comblement sédimentaire des plaines du Forez et de Limagne) jusqu'à la confluence de la Maine (Wasson *et al.*, 1993).

Dans les hauts bassins, les nappes basaltiques, bien que de faible extension, jouent un rôle régulateur des débits. Il en va de même pour les stockages en période de crue dans les alluvions arénitiques de l'amont. Toutefois, en période de précipitations cévenoles violentes, ces nappes d'amont ne jouent plus un rôle suffisant pour l'écêtement des crues.

Par ailleurs, les volumes d'eau stockés dans les nappes alluviales sont très faibles en comparaison avec les autres fleuves français. Ainsi, l'épaisseur moyenne des alluvions en Loire moyenne est de l'ordre de 6 mètres (Champion *et al.*, 1971), ce qui est extrêmement faible.

2.1.5.3 Caractères spécifiques de l'hydrologie de la Loire

Le climat et l'hydrogéologie expliquent donc en grande partie les caractéristiques hydrologiques du fleuve. Le secteur en amont du Bec d'Allier est responsable du régime du fleuve jusqu'aux confluences tourangelles (Cher, Vienne). Ce régime peut être considéré comme très irrégulier. Le coefficient d'immodération, qui donne l'écart entre les hautes et basses eaux annuelles est supérieur à 6, soit la valeur la plus élevée des fleuves atlantiques ou médio-européens (fig. 4 ; Wasson *et al.*, 1993 ; Larue, 1998). Mais en dehors de cette variabilité inter-saisonnière, il existe de grandes différences de régime d'une saison à l'autre. Ainsi, à Montjean/Loire (dernière station limnimétrique du fleuve à l'aval), le débit moyen inter-annuel est de l'ordre de 800 m³/s et les débits moyens mensuels varient de 256 en août à 1520 m³/s en février. A l'aval du Bec d'Allier, les débits varient de quelques dizaines de m³/s à peine pendant l'étiage de 1949 à environ 7500 m³/s lors de la crue plus que centennale de 1856.

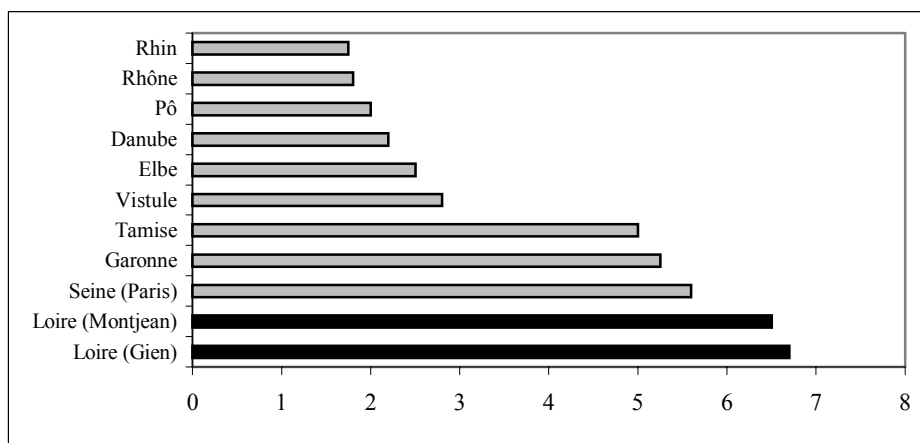


Figure 4 – Coefficients d'immodération des débits moyens mensuels de la Loire et de quelques fleuves méditerranéens et atlantiques (source UNESCO, d'après Wasson *et al.*, 1993, modifié)

2.1.5.4 Les crues de la Loire

Les crues de la Loire ont été étudiées dans de nombreux articles à caractère historique ou scientifique. On mentionnera Charlot *et al.*, 1996, Dacharry, 1974, 1996 ; Dion, 1934, Duband, 1996.

On identifie trois types de crue sur la Loire :

- les crues dites océaniques qui correspondent à des épisodes de pluies durables et généralisées sur une grande partie du bassin, avec toutefois des pluies plus fortes sur le haut bassin,
- les crues dites cévenoles qui font suite à des épisodes orageux violents au sud du bassin lors de la remontée des perturbations méditerranéennes. Toutefois, l'origine strictement méditerranéenne des masses d'air à l'origine des précipitations est discutable (Z. Gasowski, com. pers.) ; il s'agirait plus vraisemblablement de masses d'air océaniques qui entreraient en confrontation avec les masses d'air du sud du Massif Central. Ces crues d'une rare violence sont à l'origine de la catastrophe de Brives-Charensac (près du Puy-en-Velay, en Haute-Loire) en 1980 (12 morts), mais elles n'affectent pas véritablement le cours moyen de la Loire puisque les volumes d'eau mis en jeu restent inférieurs à ceux des crues océaniques,
- les crues dites mixtes correspondent à la conjonction des deux types précédents.

Les trois grandes crues de 1846, 1856 et 1866 sont probablement à rattacher à la troisième catégorie. Il s'agit des trois plus grandes crues connues. La littérature et des témoignages plus anciens rapportent des crues violentes, mais cela constitue des données invérifiables et rarement quantifiées. Si le débit a atteint environ 7500 m³/s en 1856 au Bec d'Allier, cela ne constitue pas un maximum, puisque des conjonctions de maximums de débits entre divers affluents peuvent se produire et générer des pointes de débits supérieures. Néanmoins, la Loire n'a pas connu de crue similaire depuis 1866. Deux crues sont néanmoins restées dans les mémoires en Loire moyenne : 1907, la crue la plus importante du XX^e siècle avec environ 4200 m³/s au Bec d'Allier et plus proche de nous, la crue de 1982. En revanche, des crues fortes se sont produites localement (Brives-Charensac en 1980) ou sur les affluents (crue centennale sur la Maine en 1995).

2.1.6 QUALITE DES EAUX

2.1.6.1 Qualité physico-chimique

2.1.6.1.1 Caractéristiques générales

Les eaux de la Loire ont des caractéristiques physico-chimiques bien différenciées dans le temps (Moatar, 1997 ; Grosbois, 1998). La composition chimique est certes sujette à une forte variabilité journalière et saisonnière, mais elle est également fortement corrélée au débit. Sur deux cycles hydrologiques (1996-1998), les mesures (Grosbois, 1998) ont montré :

- des eaux nettement basiques avec un pH moyen de $8,4 \pm 0,9$,
- des eaux relativement « chaudes » avec une température moyenne de 13 ± 7 °C,
- des eaux chargées avec une teneur moyenne en éléments dissous de 197 ± 39 mg/l.
- une forte variabilité spatiale dans la composition chimique le long d'un transect : par exemple, les eaux du Cher se mélangent mal à celles de la Loire (phénomène observé grâce aux mesures de la température et de la conductivité sur des transects du chenal) ; cet effet se ressent encore fortement à Bréhémont pourtant situé une douzaine de kilomètres à l'aval de la confluence.

La qualité physico-chimique des eaux de la Loire est suivie notamment dans le cadre du réseau national de bassin (RNB). A partir des données rassemblées par l'Agence de l'Eau Loire-Bretagne, il est apparu intéressant d'effectuer une synthèse des analyses pratiquées sur 53 stations de la Loire depuis la source jusqu'à l'estuaire durant 5 ans (1996-2000). Ainsi, ont été calculées des valeurs statistiques classiques (moyenne, écart-type, minimum, maximum, médiane) sur les paramètres de qualité retenus par les agences de l'eau : matières en suspension, demande chimique en oxygène, demande biologique en oxygène à 5 jours à 20 °C, ammonium, nitrites, nitrates, azote Kjeldahl, sulfates, chlorures, oxygène dissous avec pourcentage de saturation et chlorophylle a. Les graphiques l'évolution de ces paramètres sont présentés en annexe 1.

Globalement, les dernières données disponibles confirment celles mentionnées dans le Schéma Directeur d'Aménagement et de Gestion des Eaux (SDAGE) Loire-Bretagne (Collectif, 1996). D'amont en aval, on distingue plusieurs secteurs vis-à-vis de la qualité générale de l'eau (fig. 5) :

- de la source au Puy-en-Velay : très bonne (1A) à bonne qualité (1B),
- du Puy-en-Velay aux abords de l'agglomération de Saint-Étienne (en présence du barrage de Grangent) : qualité bonne à moyenne (2),
- de l'aval de l'agglomération de Saint-Étienne au barrage de Villerest (plaine du Forez) : qualité globalement mauvaise (3) voire très mauvaise (hors classe de qualité – HC),
- de Villerest à la limite nord du département de la Loire (Briennon) : la qualité reste mauvaise,
- du sud de la Saône-et-Loire à l'amont de Nevers : la qualité est moyenne ; cependant, aux environs de Digoin, la qualité est un peu supérieure et tend vers la bonne qualité (1B),
- aux alentours de Nevers et immédiatement en aval : mauvaise qualité,
- de l'aval de Nevers à la partie amont du département du Loiret : qualité moyenne,
- de la partie amont du département du Loiret à l'amont de l'estuaire dynamique de la Loire : mauvaise qualité,

- de l'amont de l'estuaire dynamique à Saint-Nazaire : très mauvaise qualité, du fait notamment du bouchon vaseux.

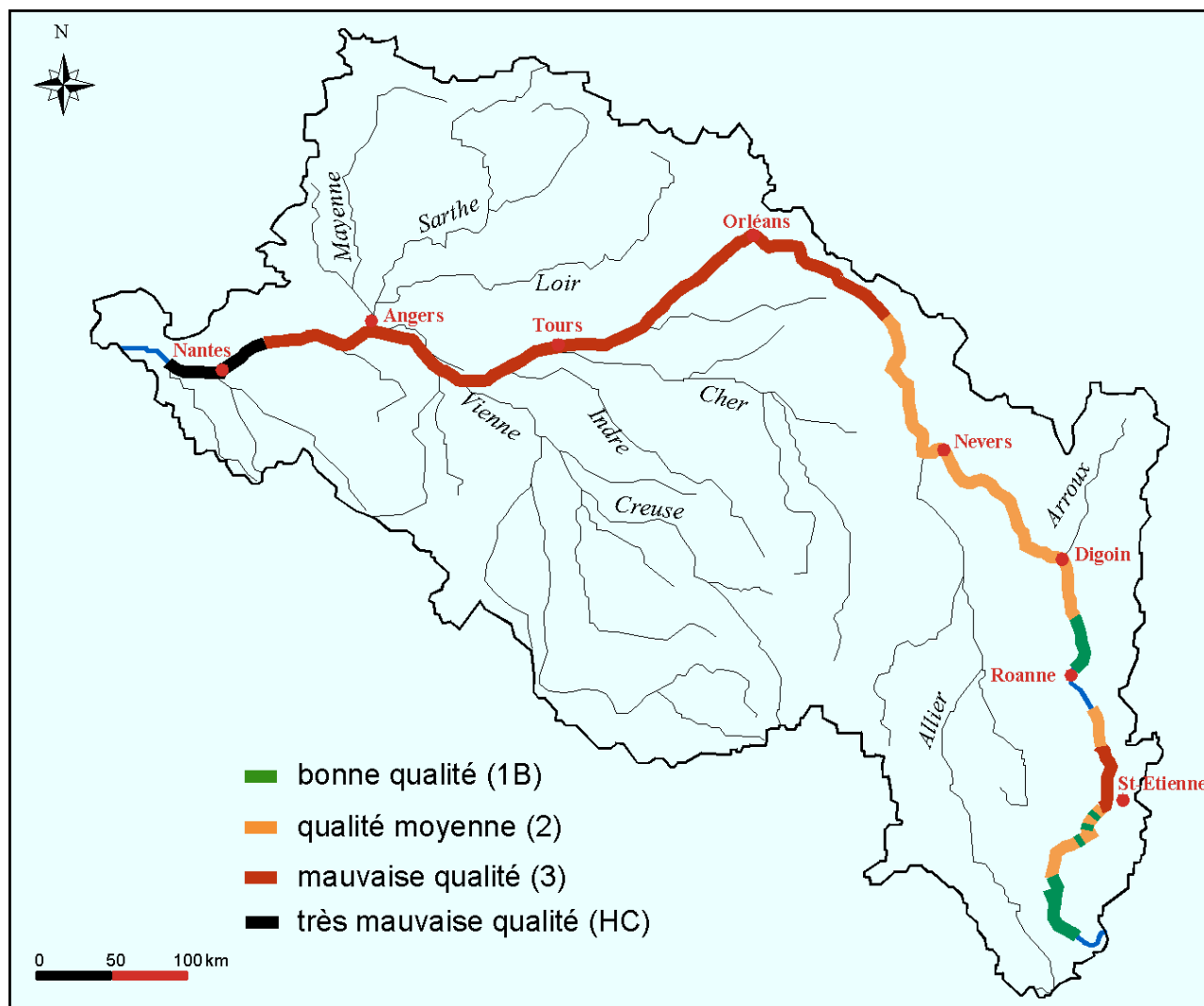


Figure 5 – Carte de la qualité générale des eaux de la Loire connue au 01/01/1994 (source : Agence de l'Eau Loire-Bretagne, DIREN in SDAGE Loire-Bretagne, Collectif, 1996)

2.1.6.1.2 Les éléments nutritifs en Loire moyenne

Parfois qualifiée d'eutrophe, la Loire moyenne possède en réalité des eaux de qualité très altérée. Elle est enrichie en éléments nutritifs (notamment les composés azotés et phosphorés) qui induisent de fortes croissances du phytoplancton et des algues filamenteuses. Un tel développement, pourtant limité par la turbidité et la présence de matières en suspension, provoque par le métabolisme de la production primaire, de fortes fluctuations journalières du pH et de l'oxygène dissous. Les éléments nutritifs et la matière organique dissoute ou particulaire constituent un « engrais naturel » pour les plantes de la plaine alluviale. C'est surtout vrai pour les eaux d'inondation hivernales (fortes pluies) au cours desquelles, par exemple, la concentration en nitrates peut être multipliée facilement par deux en passant d'une moyenne annuelle de 8 mg/l à plus de 15 mg/l en période de hautes eaux. Par conséquent, en terme de flux (quantités transportées), cette augmentation peut être d'un ordre de grandeur d'un à vingt si l'on passe d'un débit de 200 à 2000 m³/s.

La teneur en éléments dissous est fortement liée aux variations du débit et à l'activité photosynthétique (phytoplancton notamment). Le régime des débits présente un maximum hivernal qui coïncide avec le maximum des concentrations des nitrates (NO_3^-) et des orthophosphates (P-PO_4^{3-}). On remarque également le cycle annuel du phytoplancton. Les valeurs de chlorophylle a varient entre 10 $\mu\text{g/l}$ en hiver à dépassent 100 mg/l de juin à août en moyenne mensuelle ; en été, les valeurs oscillent entre 60 et 220 $\mu\text{g/l}$ (Moatar *et al.*, 2001). Les flux journaliers moyens de chlorophylle a passent de 355 t/j à Fourchambault (aval du Bec d'Allier) à 1413 t/j à Saumur (aval du Bec de Vienne).

Pour l'azote, on constate une forte saisonnalité annuelle des concentrations en nitrates avec des valeurs comprises entre 1,5 mg/l en moyenne mensuelle en juillet et août et 13 mg/l pendant la période des hautes eaux (de décembre à février) (Moatar *et al.*, 2001). En période de hautes eaux, les nitrates sont apportés par le lessivage des champs et des sols chargés d'engrais. Pendant l'étiage lors duquel la production phytoplanctonique est considérable, les concentrations en nitrates chutent car ils sont consommés par la biomasse algale par photosynthèse. Les nitrates ne sont pas les seuls composés azotés susceptibles d'être assimilés par les plantes (les dérivés ammoniacés sont également assimilables directement), mais les nitrates constituent en moyenne 80 % des flux d'azote (Moatar *et al.*, 2001). Les flux journaliers moyens d'azote total varient assez peu entre Fourchambault et l'aval de Tours : de 93 à 110 t/j. Mais les apports des affluents comme le Cher, l'Indre et la Vienne doublent pratiquement ce flux : 186 t/j (Moatar *et al.*, 2001).

Pour le phosphore, la variabilité des concentrations en phosphore total est assez faible (0,16 à 0,22 mg/l). Les orthophosphates, à l'instar des nitrates, suivent une évolution saisonnière. En été, ils sont fortement consommés par la biomasse algale et représentent 10 % du phosphore total, alors qu'en hiver, ils représentent 40 % du phosphore total (Moatar *et al.*, 2001). L'origine de l'azote et du phosphore est en grande partie liée à la pollution apportée par les agglomérations comme le montrent les courbes de l'annexe 1. Mais en période hivernale, période de repos de la végétation, alors que les sols sont facilement lessivables et « érodables », par la faiblesse de rétention des éléments au niveau des versants (cultures, végétation naturelle) ou au niveau des milieux aquatiques (peuplements algaux, macrophytes, ripisylve, etc.), les éléments sont facilement entraînés et se retrouvent dans les eaux de débordement.

Des recherches récentes menées sur la Loire (Grosbois, 1998) ont montré une forte corrélation entre les concentrations en nitrates et phosphore total et le débit de la Loire. Il en va de même pour les matières en suspension. A la différence des nitrates, le phosphore est surtout transporté dans la phase solide, ce qui explique qu'en plus des orthophosphates (dans la phase dissoute), on retrouve une part importante de phosphore particulaire dans les eaux de crue. Enfin, on a montré (Grosbois, 1998) que les matières en suspension sont pour l'essentiel d'origine organique : le phytoplancton, et en particulier les diatomées constituent des noyaux de concrétion des particules carbonatées et surtout silicatées. Ces matières en suspension enrobent les plantes aquatiques et gênent la photosynthèse (par diminution de la transparence de l'eau et par blocage des échanges gazeux notamment) et la reproduction sexuée (Wattez & Wattez, 1999). Ce constat permet d'expliquer en partie la rareté des hydrophytes dans le lit vif de la Loire, notamment les herbiers de renoncules aquatiques, surtout en Loire moyenne.

2.1.6.2 Qualité biologique

La qualité biologique des eaux de la Loire a été essentiellement étudiée à partir de l'Indice Biologique Global (IBG ou IBG Normalisé) ou encore grâce au potamoplancton. Il est admis que les invertébrés aquatiques (macrofaune benthique) sont d'excellents intégrateurs. Les résultats des mesures effectuées sont donnés en annexe 1. Ces mesures sont globalement peu nombreuses ; par ailleurs, en grands cours d'eau, et la Loire moyenne en particulier, il est prouvé que la méthode

IBGN n'est pas adaptée (Bacchi, 2000). Il convient donc de mettre en place de nouveaux indices (réflexions en cours actuellement) avec de nouveaux protocoles d'échantillonnage permettant une meilleure collecte de la faune. Les mesures montrent cependant que les valeurs d'IBGN restent correctes jusqu'à l'amont de Brives-Charensac. A l'aval, la qualité se dégrade et devient moyenne à mauvaise à partir de l'agglomération de Saint-Étienne.

Les études récentes (Bacchi, 2000) ont montré que la Loire, malgré la pollution chronique dont elle est victime, possède encore une faune riche comparée aux autres grands hydrosystèmes fluviaux de l'Europe de l'ouest. Cette richesse est notamment le fait de la présence d'annexes hydrauliques fonctionnelles. De plus, la variabilité de fonctionnement hydrologique de ces annexes et des substrats (au sens hydrobiologique) qu'elles accueillent est un facteur favorable pour la richesse taxonomique. En outre, la Loire possède des taxons propres et/ou qui ont disparu dans les autres fleuves européens. Enfin, la qualité de l'eau joue un rôle majeur dans la micro-distribution des invertébrés benthiques notamment vis-à-vis des substrats et des vitesses du courant.

Les données récentes acquises dans le cadre du suivi du potamoplancton et en particulier, le phytoplancton (Lair *et al.*, 1997 ; Lair, 2001) tendraient à montrer une très légère amélioration de la qualité de l'eau en Loire moyenne sous l'influence de l'amélioration des stations d'épuration. Les biomasses de phytoplancton diminuent (probablement à relier à une légère décroissance des nitrates et des phosphates en 2000), mais les macrophytes, leurs concurrents logiques ne se développent pas. Contrairement à ce que laisse supposer l'auteur (Lair, 2001), on ne peut affirmer que l'état biologique de la Loire est bon ni qu'il s'agit d'un « milieu eutrophe qui se porte bien » ou que la « diversité [végétale] n'a pas diminué au cours du temps ». Si l'on peut au contraire affirmer que la diversité végétale s'est globalement accrue grâce à l'arrivée d'espèces étrangères, il ne faut pas oublier la raréfaction, voire la disparition d'espèces oligotrophes à méso-eutrophes : *Limosella aquatica* L., *Littorella uniflora* (L.) Ascherson, *Pycnus flavescens* (L.) Reichenb., *Lindernia palustris* F.X. Hartmann, l'appauvrissement généralisé de certaines communautés comme le *Nanocyperion flavescens* (J.-E. Loiseau, com. pers.), ou encore la quasi-disparition des boires à *Characeae*.

2.2 LE COURS DE LA LOIRE DANS SA PLAINE ALLUVIALE

La Loire ne se résume pas à un fleuve linéaire ; il existe des connexions entre le lit vif¹² et les divers compartiments de la plaine alluviale. Avant de détailler les caractéristiques de l'hydrosystème, il s'avère utile de rappeler les réflexions encore en cours sur la sectorisation géomorphologique de la Loire qui permettront à terme de mieux envisager la gestion de l'hydrosystème.

2.2.1 LA SECTORISATION GEOMORPHOLOGIQUE DE LA LOIRE

Après les travaux de géographie physique menés sur la Loire comme ceux de Dion, 1934 ou de Babonaux, 1970, les études consacrées à la géomorphologie fluviale sont restées longtemps peu nombreuses et éparées. Ce n'est que dans le cadre des études liées au Plan Loire grandeur nature ou au Programme National de Recherche sur les Zones Humides (PNRZH) que de telles investigations ont été relancées (Gautier *et al.*, 2000). Un découpage géomorphologique a récemment été élaboré pour la Loire moyenne (Malavoi *et al.*, 2000). Il prend en compte divers paramètres physiques, « naturels » ou « humains » qui interviennent de manière pondérée dans les divers niveaux hiérarchiques du découpage :

¹² terme défini plus loin

- le secteur : entité la plus grande basée sur des paramètres très généraux tels que le relief et l'hydrologie : dans ce cas il s'agit de la Loire moyenne correspondant à la traversée du fleuve dans le bassin parisien,
- l'unité : entité définie selon des critères encore globaux comme la géologie structurale, de relief, l'hydrologie (affluents majeurs),
- le tronçon : entité reprenant les critères de l'unité complété par des paramètres locaux de la vallée alluviale tels que le type de vallée, sa pente,
- le sous-tronçon : entité caractérisée par le style fluvial (méandrage, sinuosité, tressage, etc.), la pente du lit en les paramètres d'anthropisation du milieu,
- le segment : entité présentant une taille significative au regard de la compréhension du fonctionnement du cours d'eau et des objectifs de gestion ; les critères de distinction sont à la fois naturels et anthropiques.

Chacune de ces entités constitue autant de niveaux d'intervention sur lesquels doivent porter les différents modes de gestion intégrée de la gestion globale du bassin versant jusqu'aux opérations locales de restauration et d'entretien du lit.

2.2.2 ORGANISATION DE LA PLAINE ALLUVIALE EN LOIRE MOYENNE

La plaine alluviale de la Loire se décompose en deux compartiments principaux : le lit endigué et le(s) val(s) de part et d'autre, appelés varennnes en Touraine (fig. 6).

Les **vals** correspondent à la portion de la plaine alluviale à l'abri des inondations derrière les levées. Toutefois, ces vals peuvent être inondés de trois façons :

- en période de crue faible à forte, par remous (« refoulement ») depuis l'aval si le val est traversé par un affluent non muni d'un dispositif pour éviter ce phénomène,
- par rupture ou surverse des levées lors d'une crue très importante lors de la formation d'embâcles de glace au niveau des ponts,
- toujours en période de crue, par remontée de la nappe alluviale.

Le **lit endigué** se compose de différents éléments qu'il est nécessaire de préciser ici, dans la mesure où les définitions diffèrent selon les disciplines. Les terminologies indiquées ci-dessous diffèrent quelque peu de celles proposées par Amoros *et al.*, 1987 et par Bacchi, 2000, mais elles sont justifiées par des différences en terme de végétation faciles à mettre en évidence.

Le **lit vif** ou lit d'étiage est constitué par le chenal ou les chenaux toujours en eau.

Le **chenal principal** est celui dans lequel transitent en général plus des deux tiers du débit.

Le ou les **chenaux secondaires** sont ceux dans lesquels transite en général moins du tiers du débit total. Ils appartiennent donc pour une large part au lit vif. Ils sont caractérisés par un fond mobile à dominante graveleuse ou sableuse avec la présence, en zone d'exondation, d'espèces végétales plutôt rudérales psammophiles et de thérophytes (annuelles). Ces espèces forment en général des communautés avec de très faibles recouvrements au sol.

Les **grèves** sont constituées par des unités sédimentaires sableuses ou graveleuses en bordure du bras facilement inondables et faiblement végétalisées. Elles sont caractérisées par des végétations diverses. Les plus basses, découvertes uniquement à l'étiage sont colonisées surtout par des communautés de plantes annuelles hygrophiles. Les plus hautes sont occupées par des plantes

ligneuses et par des herbacées vivaces ou annuelles mésophiles à mésoxérophiles. Lorsque la grève évolue vers un jeune fourré d'arbustes, on parlera d'**atterrissement « végétalisé »**.

Le **lit apparent** représente l'ensemble lit vif et grève, ce qui correspond à la **bande active** ou **bande de remaniement** pour les géomorphologues. Il contient donc des espaces toujours en eau et des espaces sableux et/ou graveleux pas ou peu végétalisés. Il se caractérise par une mise en mouvement des sédiments lors des faibles crues (inférieures ou égales à la biennale) et par des végétations thérophytiques ou vivaces.

Le **lit mineur** est constitué par les espaces inondés les plus fréquemment, donc ceux qui ont les cotes topographiques les plus basses. Cela comprend donc le lit vif et les espaces occupés par des communautés végétales en général hygrophiles à mésohygrophiles, herbacées ou ligneuses. Ces dernières sont constituées par les communautés forestières de bois tendres : saulaies et les peupleraies hygrophiles.

Une **boire** (terminologie à rapprocher de losne dans le bassin du Rhône ou de noue dans l'est de la France) est une annexe hydraulique complètement déconnectée du chenal principal pour des débits en général supérieurs au module. L'alimentation en eau se fait uniquement par la nappe, sauf lors des crues où il existe une communication préférentielle par l'aval. Il s'agit donc d'un espace relativement protégé vis-à-vis du balayement par les hautes eaux, ce qui favorise le dépôt de sédiments fins (limons notamment). Le fond est relativement stable et le substrat est enrichi en matière organique, ce qui autorise l'implantation de communautés de plantes vivaces, les héliophytes et les hydrophytes.

Un atterrissement « végétalisé¹³ » évolue par exhaussements sédimentaires successifs vers une **île**. Dans le cadre d'un processus naturel, cette île se caractérise d'abord par l'apparition de jeunes arbres (essences de bois tendres) d'une taille nettement supérieure à 5-7 m. Une telle île fait alors partie du lit mineur. Lorsque les processus sédimentaires d'exhaussement se poursuivent, les bois durs d'abord minoritaires succèdent aux bois tendres. La portion de l'île incriminée n'est plus recouverte que lors des crues importantes et fait donc partie du lit majeur.

Un **franc-bord** résulte généralement du processus de rattachement d'une île à la berge. Plus généralement, on peut considérer, qu'il s'agit de la bande de terre comprise entre un chenal et une levée.

Le **lit majeur** est constitué par les espaces les moins fréquemment inondés dans les points les plus hauts du lit endigué ou du val. Lorsque ces espaces sont forestiers, ils se rencontrent à des niveaux supérieurs par rapport à la forêt de bois tendres. Il contient ou entoure en général les bras morts, les boires, les francs-bords et les îles élevées (recouvertes de forêts de bois durs ou habitées) plus rarement inondées.

La **plaine alluviale** inclut l'ensemble des espaces précédemment évoqués, qu'ils soient en dehors ou à l'intérieur du lit endigué.

Enfin, la **ripisylve**, qui ne constitue pas un élément géomorphologique à part entière, mérite d'être redéfinie, car les désignations divergent et sont sujettes à caution. Étymologiquement, ce terme est la contraction de *ripa* (rive, berge) et de *silva* (forêt), autrement dit, « forêt de rive ». Contrairement à la définition très large donnée par Piégay, 1996, la ripisylve ne peut désigner des communautés forestières alluviales situées à plusieurs dizaines, voire centaines de mètres d'une berge. La ripisylve implique un *continuum* forestier le long des berges, ce qui exclut les maigres rideaux d'arbres mono-strate ou clairsemés, car ils sont issus de perturbations anthropiques

¹³ par des espèces ligneuses

(débroussaillage, déforestation). Par ailleurs, la ripisylve inclut la notion d'écotone au niveau de la rupture de pente que constitue la berge, ce qui n'est généralement pas le cas dans des boisements situés à l'écart des chenaux. Enfin, la situation près des berges induit des compositions floristiques et des structures particulières propres (liées à l'inondabilité, aux flux énergétiques, etc.). Le terme « ripisylve » sera donc réservé aux seules forêts frangeantes des berges alors que le terme générique de « forêt alluviale » suffira à désigner l'ensemble des boisements structurés de l'hydrosystème lié à une nappe phréatique, qu'ils soient proches ou éloignés d'une berge.

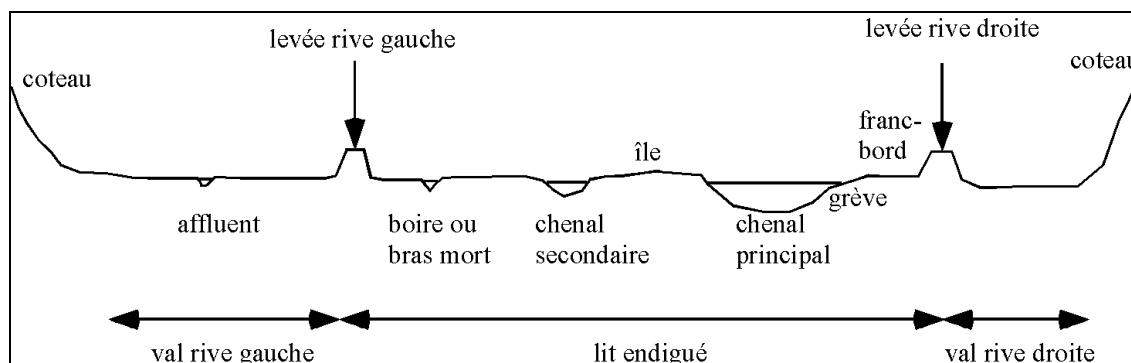


Figure 6 – Organisation générale de la plaine alluviale en Loire moyenne

2.3 HISTORIQUE DES USAGES ET DE L'OCCUPATION DES SOLS DE LA LOIRE

L'étude du fonctionnement actuel de l'hydrosystème ligérien nécessite de considérer « l'histoire » du fleuve. En effet, la végétation et les paysages des hydrosystèmes fluviaux ont été modelés au cours du temps et sont profondément marqués par l'action de l'homme (Décamps *et al.*, 1988 ; Girel, 1994-B, 1996 ; Girel & Manneville, 1998). Ainsi, on s'intéressera à l'occupation des sols de la plaine alluviale et aux usages liés au fleuve, sans pour autant faire l'inventaire de tous les usages historiques ni étudier l'évolution précise de l'occupation des sols au cours du temps.

Pendant l'Antiquité, les données sont rares. La plaine alluviale était utilisée pour l'agriculture. L'habitat se répartissait sur des tertres naturels, parfois agrandis. C'est à cette époque que sont probablement édifiées les premières « turcies », ouvrages de terre sommaires et submersibles.

Durant le Haut Moyen-Age, comme dans de nombreuses régions françaises, le déclin de l'empire romain d'Occident se traduit par un recul des surfaces cultivées (Collectif, 1998) et une progression de la forêt. A partir du XII^e et XIII^e siècle, le développement des seigneuries et des monastères, ainsi que la progression démographique nécessitent le défrichement des forêts.

2.3.1 L'EDIFICATION DES LEVEES

Il est possible que les premières levées ou turcies furent construites dans le Val d'Orléans au IX^e siècle à la suite d'un changement hydrologique, mais il n'existe pas de preuve réellement tangible (F. de Izarra, com. pers.). Les dernières investigations historiques sont contradictoires sur l'origine attestée des turcies. La thèse largement répandue les fait remonter au XII^e siècle durant le règne de Henri II Plantagenêt en Anjou (Dion, 1961). Selon d'autres sources, les premières levées structurées furent construites en Touraine vers 1370 (Burnouf, 2001). La construction des turcies se

poursuit durant tout le Moyen-Age et s'accélère à partir du XIV^e siècle (essentiellement en Anjou et en Touraine) au moment même où commencent à se faire sentir les effets hydrologiques du Petit Age glaciaire (Bravard, 1998). Ce dernier s'est déroulé du XIV^e jusqu'au milieu du XIX^e s. ; cela se traduisait par des changements hydrologiques beaucoup plus brutaux, des crues plus violentes et par des transports sédimentaires très importants, notamment du fait d'une érosion accrue des versants amont qui étaient moins végétalisés qu'aujourd'hui (J.-P. Bravard, com. pers.).

A partir de la fin du XV^e siècle, le processus d'endiguement devient plus systématique. Les levées constituées acquièrent de nouvelles fonctions : routes et chemins de halage. Dans les siècles suivants les levées sont rehaussées à plusieurs reprises, dans l'espoir de se protéger davantage contre les inondations. La volonté royale et seigneuriale au cours du XVI^e siècle a imposé la construction de levées insubmersibles sur une grande partie de la Loire moyenne, notamment afin de favoriser l'activité portuaire et commerciale (Dion, 1934 et 1961 ; Charlot *et al.*, 1996). L'exhaussement des levées n'empêchera pas les inondations ; bien au contraire, la hauteur de la lame d'eau déversante fera davantage de dégâts lors de leur rupture.

Au cours des trois grandes crues du XIX^e siècle (1846, 1856 et 1866), une centaine de ruptures de levées a eu lieu à chaque événement. A la suite de ces crues (mais pas seulement) furent construits des déversoirs de crue avec des systèmes de digues « fusibles » afin d'inonder les vals non ou peu urbanisés et de soulager la pression sur les levées. Actuellement, en Loire moyenne, la cote supérieure des levées atteint environ sept mètres au-dessus de la ligne d'eau d'étiage. Dans le cadre du Plan Loire Grandeur Nature, les levées font l'objet d'une réflexion approfondie : elles ne constituent qu'un élément parmi d'autres (déversoirs, ouvrages écrêteurs, entretien du lit fluvial, restauration de bras, etc.) pour la lutte contre les inondations et la sécurité de biens et des personnes.

Les levées de la Loire imposent aujourd'hui une compartimentation forte de l'hydrosystème en limitant, voire en bloquant les échanges latéraux entre le lit endigué et le val. Elles instaurent de fait une fragmentation de l'ensemble des espaces alluviaux et favorisent la délimitation d'ensembles fonctionnels ou compartiments bio-hydriques (Amoros *et al.*, 1987 ; Pautou & Manneville, 1995).

2.3.2 LA NAVIGATION COMMERCIALE

La navigation commerciale, initiée depuis l'Antiquité a connu son apogée aux XVIII^e et XIX^e siècles avec l'ère industrielle. L'aménagement des levées, des quais et des ports s'est déroulé de façon concomitante. L'aménagement du lit mineur de la Loire à des fins de navigation a culminé au milieu du XIX^e siècle avec la construction d'ouvrages submersibles de navigation (duits, épis, chevrettes) qui servaient à favoriser l'écoulement du fleuve dans un chenal bien marqué avec un tirant d'eau suffisant à l'étiage. La navigation impliquait également un entretien permanent de la végétation ligneuse (coupes des arbres et des arbustes spontanés à proximité des chenaux, recépage des fascines et autres ouvrages en génie végétal, etc.). A partir de la seconde moitié du XIX^e siècle, la navigation a commencé à décliner avec la concurrence du chemin de fer, puis a disparu au début du XX^e siècle. Les ouvrages submersibles sont restés en place et un grand nombre sont encore visibles aujourd'hui. Les ouvrages longitudinaux (duits) sont colonisés par des formations à bois tendres (saulaies-peupleraies) et les ouvrages transversaux ont engendré le rattachement de beaucoup d'îles à la berge (formations de francs-bords par accumulation de sédiments à l'aval des ouvrages). Enfin, cette chenalisation forcée du fleuve s'est traduite par un début d'incision du lit déjà bien perceptible à la fin du XIX^e siècle (Bacchi, 2000). La formation de francs-bords a fourni à la végétation de nouveaux espaces sur lesquels le régime de perturbation écologique (crues) était moindre. De plus, l'entretien de la végétation ligneuse du lit mineur était abandonné.

2.3.3 LA DÉPRISE AGRICOLE DU XX^E SIÈCLE

La déprise agricole a été générale en France avec l'exode rural dès le XIX^e siècle. Elle s'est accentuée avec la première guerre mondiale puis l'après seconde guerre mondiale. Elle a été observée sur plusieurs bassins fluviaux comme le Rhône (Pautou & Gruffaz, 1993).

Dans le lit endigué de la Loire moyenne, les îles et les francs-bords étaient encore régulièrement pâturés (moutons, vaches surtout) jusque dans les années 1940. Mais l'abandon quasi total du pastoralisme s'est généralisé à partir des années 1950. Cet abandon s'est traduit par le développement des fruticées, des fourrés et des communautés forestières de bois durs au détriment des prairies mésophiles à mésoxérophiles et des pelouses xérophiles.

Au niveau des vals, où l'exploitation était en général plus aisée, le processus de déprise a été plus lent¹⁴. Dans les vals les plus facilement inondables (cas du val de Bréhémont), la réduction des surfaces allouées à l'élevage ou à des cultures spécialisées (chanvre) s'est faite au profit de la populiculture, essentiellement à partir des années 1950-60. L'extension des peupleraies s'est encore accélérée au cours des années 1980-90, notamment par le biais d'incitations fiscales.

La déprise agricole, l'exode rural et les aspirations au confort moderne se sont traduites par un fort déclin de l'exploitation du bois de chauffage. On assiste également à un morcellement foncier des parcelles en bord de Loire. En revanche, l'exploitation des bois d'œuvre (surtout les chênes) se poursuit : il s'agit de coupes ponctuelles de beaux sujets qui restent discrètes dans le paysage¹⁵.

2.3.4 LES EXTRACTIONS DE GRANULATS

Après la seconde guerre mondiale, les efforts de reconstruction, puis le développement économique ont incité les carriers à exploiter une ressource facile à extraire et d'un coût faible de production. L'exploitation s'est d'abord faite dans le lit vif de la Loire. Entre le Bec d'Allier et Nantes, 220 millions de tonnes de matériaux ont été extraits en une trentaine d'années, ce qui représente l'équivalent d'une bande de 150 m de largeur sur 1,5 m d'épaisseur en Loire moyenne voire 200 m de largeur sur 2,4 m d'épaisseur en basse Loire (Maillard, 1981 ; Dambre & Malaval, 1993). Compte tenu de l'érosion limitée des versants du haut bassin de la Loire, on estime à environ trois à quatre siècles, le temps nécessaire pour reconstituer le stock de sédiments prélevés dans le lit vif. En Loire moyenne, l'enfoncement du lit (chenal principal) peut être évalué entre un mètre et un mètre cinquante. Mais cette incision du lit peut être localement plus forte. En basse Loire, des enfoncements supérieurs à 3 mètres sont signalés. Complémentairement à ce phénomène d'incision du lit vif, les chenaux secondaires et les annexes hydrauliques ont eu tendance à se combler. Ce comblement s'explique par :

- la diminution de l'érosion du fond des chenaux secondaires qui se trouvent maintenant « perchés » par rapport au chenal principal, en raison notamment d'une submersion moins fréquente,
- le développement des phases pionnières de la forêt alluviale qui provoquent un fort piégeage sédimentaire : ce phénomène reste cependant à préciser, compte tenu d'observations en partie contradictoires (Rodrigues, 2000 et thèse en cours),
- les effets des anciens ouvrages de navigation précédemment évoqués.

¹⁴ Dans certains vals, on ne constate aucune déprise, mais au contraire, une intensification : cultures maraîchères, arboricultures, production de semences à haute valeur ajoutée, etc. (cas du val d'Orléans et du val d'Authion).

¹⁵ des témoignages dans ce sens ont pu être recueillis, notamment à Bréhémont

Ce phénomène d'incision a été observé sur de nombreux cours d'eau, notamment les affluents alpins du Rhône où les enfoncements ont été parfois beaucoup plus spectaculaires (Bornette *et al.*, 1996 ; Bravard *et al.*, 1997 ; Landon *et al.*, 1998).

3 BIODIVERSITE DU LIT DE LA LOIRE

3.1 PRESENTATION

La section de la Loire étudiée (du Charolais à l'Anjou), bien que très étendue géographiquement (près de 500 km), présente en réalité une certaine continuité, et même d'une certaine homogénéité floristique et phytogéographique (travaux de Corillion et Loiseau, voir plus loin). Cette homogénéité n'est toutefois pas totale : on y observe une certaine variabilité phytogéographique (sous-districts) ou une zonation longitudinale de la flore des grèves à mettre en relation avec les gradients de qualité de l'eau (Wisskirchen *et al.*, 1998). Cette zonation s'observe également si l'on considère les peuplements faunistiques comme les oiseaux (Frochot, 1993) ou encore les macro-invertébrés benthiques : sur cette section, les niveaux biotypologiques théoriques¹⁶ (Verneaux, 1973) sont du même ordre de grandeur (7 à 8) d'après la synthèse générale menée par Bacchi, 2000. En ce qui concerne ce travail, grâce à la prise en compte de 3 sites principaux et 4 sites secondaires d'étude ou d'autres prospections tout le long du cours, on s'est justement efforcé de mettre en perspective la variabilité géographique pour mieux pouvoir généraliser les observations locales.

Dans les paragraphes qui suivent, la biodiversité sera traitée pour l'ensemble des espaces alluviaux de l'hydrosystème qui comportent une végétation vasculaire.

Après avoir évoqué les différentes conditions génératrices de la diversité dans le contexte ligérien, une synthèse bibliographique des connaissances paléobotaniques est proposée afin de replacer la végétation actuelle dans son évolution supposée au cours de l'Holocène. Puis, après en avoir rappelé la définition, nous présentons un panorama de la biodiversité de l'hydrosystème Loire dans diverses de ses composantes.

3.2 L'ORIGINE DE LA BIODIVERSITE

3.2.1 LES CONDITIONS GEOMORPHOLOGIQUES ET SEDIMENTAIRES

3.2.1.1 L'originalité des conditions géomorphologiques et sédimentaires

En Loire moyenne, le lit du fleuve est pour l'essentiel composé d'alluvions mobiles modernes à dominante sableuse. Ces sédiments sont transportés lors des périodes de fort débit. On assiste ainsi à la progression de barres sédimentaires dont le déplacement est étroitement lié aux débits dans le lit apparent. Elles sont typiques de rivières à chenal en tresse suivant la typologie de Léopold (Léopold & Wolman, 1964). Cependant, la présence d'îles séparant de multiples chenaux rapproche aussi la Loire des types « anabranching » ou en anastomoses.

¹⁶ Cette biotypologie théorique ne prend en compte que des données physiques du milieu telles que température (de l'eau) maximale moyenne du mois le plus chaud, distance à la source, dureté de l'eau, section mouillée à l'étiage, la pente du lit et sa largeur à l'étiage.

Les alluvions font l'objet d'un granoclassement longitudinal et latéral compte tenu de la compétence des eaux au cours des crues et en fonction de la topographie et de l'éloignement par rapport aux chenaux actifs.

Ces barres sédimentaires jouent un rôle très important dans le fonctionnement général de l'écosystème ligérien. En effet, leur forte instabilité en fonction des contraintes hydrauliques explique la présence de biocénoses particulières adaptées aux importantes disparités spatiales et temporelles qu'impose le fleuve.

3.2.1.2 Les sols et les substrats

Les substrats de la plaine alluviale sont à l'origine constitués uniquement à partir des alluvions modernes (Fz). Elles sont en général non carbonatées. Ils sont globalement sableux dans le lit endigué, mais peuvent être enrichis localement en éléments plus fins. En revanche, dans les vals, les sédiments fins sont dominants (limons et argile) ; ils sont apportés par les petits affluents ou par colluvionnement à partir des coteaux environnants, ou encore à l'occasion de fortes crues de la Loire.

Dans le lit endigué, on distingue les sols suivants (selon le référentiel pédologique, Baize & Girard, 1995) :

Les fluvisols et arénosols : ils sont non ou peu évolués compte tenu de leur rajeunissement ou de leur décapage réguliers au cours de leur submersion, notamment à l'occasion des crues. Ils sont caractérisés par la présence d'une nappe alluviale à fort battement. Ces sols constituent la grande majorité des sols dans le lit endigué de la Loire moyenne. Ils sont très peu soumis à l'hydromorphie compte tenu de leur texture suffisamment grossière qui permet une bonne circulation d'une eau oxygénée. Parmi eux, on différencie :

- les fluvisols bruts à texture grossière (galets, graviers, sables) au niveau des grèves ; ils sont perpétuellement remaniés par la dynamique fluviale pendant plusieurs mois au cours de l'année,
- les fluvisols typiques à texture hétérogène (sables, graviers, galets, mais enrichis en limons) à la structure particulière ; présents sur des grèves dans des conditions dynamiques un peu moindres. Ils peuvent apparaître grâce aux limons et aux dépôts temporaires de matière organique, des phénomènes de micro-capillarité qui permettent le développement des communautés thérophytiques pionnières à développement estival,
- les arénosols localisés dans les espaces moins régulièrement inondés et dominés très largement par des sables sur une forte épaisseur ; ils sont caractérisés par une végétation en général thermophile et xérophile (au moins en été),
- les fluvisols brunifiés sont caractérisés par la présence de sédiments fins (limons, argile) ; ils se trouvent dans le lit majeur. On les rencontre dans des points assez hauts du lit endigué et dans le val, auquel cas ils présentent souvent des traces d'hydromorphie lorsqu'ils sont éloignés d'une nappe d'eau circulante et/ou lorsqu'ils sont très riches en argile. Ils font l'objet d'un début d'évolution pédogénétique. Ils possèdent une meilleure stabilité structurale et sont moins sensibles à l'érosion.

Les brunisols fluviatiques se rencontrent dans les points les plus élevés du lit endigué ou du val et sont très rarement inondés. Ils succèdent topographiquement et dans le temps aux fluvisols brunifiés. Ils restent globalement rares et se localisent surtout dans les communautés forestières à bois durs évoluées. Ils sont marqués par une évolution pédogénétique marquée et par la présence d'un humus (mull). La texture est sablo-argileuse à limono-sableuse.

3.2.2 LES PARTICULARITES DU DISTRICT PHYTOGEOGRAPHIQUE DU VAL DE LOIRE

Les conditions climatiques particulières (climats général, régionaux et locaux), la prédominance de substrats sableux et l'intensité exceptionnelle¹⁷ des migrations végétales sont les principaux facteurs (Corillion, 1989) qui donnent à la végétation du corridor ligérien cette originalité vis-à-vis des végétations des territoires avoisinants. Au-delà de l'étude des paysages, l'analyse de la végétation de la plaine alluviale montre l'absence de formations pourtant répandues dans le centre ou le nord-ouest de la France : communautés forestières collinéennes atlantiques ou subatlantiques, landes, tourbières ou marais tourbeux, etc. En outre, les groupements présents, s'ils peuvent être représentés en dehors de la vallée ont une composition floristique et une structure typiquement ligérienne. Les détails concernant la caractérisation phytogéographique de cette biodiversité sont donnés dans le paragraphe 3.4.2.2.

3.2.3 CONDITIONS MICROCLIMATIQUES

Outre le climat général du bassin de la Loire et les climats régionaux en Loire moyenne ou amont, les climats locaux, et mieux encore les microclimats sont des facteurs de diversité biologique. Sur les sables des grèves de la Loire, ont pu être observées des températures atteignant voire dépassant les 50 °C en surface (Grelon, 1976 ; Corillion, 1957, 1989, 1992-A, 1995). Ces conditions climatiques locales ont des répercussions sur la flore et la végétation en permettant par exemple, l'installation d'espèces méridionales, thermocosmopolites ou tropicales. Le microclimat (ou écoclimat), par comparaison avec le mésoclimat (ou lococlimat) concerne des milieux parfois de très petite taille à l'échelle de l'habitat ou de la station écologique (ex. grève, association végétale) ou même à l'échelle des organismes (faciès de grève défini). Ces milieux peuvent avoir une durée d'existence très transitoire : bordures de flaques d'eau ou grèves limono-vaseuses surchauffées près des niveaux d'étiage en été.

Ce microclimat, surtout au niveau du lit mineur, des grèves et des annexes hydrauliques est caractérisé par la superposition de nombreux paramètres abiotiques et biotiques. Les paramètres qui jouent un rôle essentiel sont la lumière, l'hygrométrie de l'air et du substrat, la température de l'air, en surface et à l'intérieur du substrat. Si l'on considère les seules températures, il existe des variations considérables des températures au sein d'un même bras de Loire et au cours d'une même journée (tab. 2).

L'évolution des températures est différente pour les mêmes biotopes (tab. 2) si la nébulosité est plus importante ou si la journée est plus fraîche, mais il s'avère que les températures resteront plus élevées sur les sables et graviers alors que les stations humides auront des températures proches de celles de l'air (Corillion, 1995). De plus, les substrats sableux ou graveleux secs offrent une faible conductivité thermique, ce qui explique que l'onde thermique se propage lentement en profondeur et avec un décalage horaire. Au-delà de 30 à 40 cm, les variations journalières de températures deviennent difficiles à mettre en évidence (Grelon, 1976 ; Corillion, 1995).

Ces conditions thermiques expliquent la présence de cortèges d'espèces particulières exogènes ou non : prédominance de thérophytes psammophiles et thermophiles.

¹⁷ Le nombre d'espèces étrangères qui transitent dans le lit de la Loire moyenne est forte (presque 300), mais reste inférieure aux 369 espèces observées sur l'Adour (Planty-Tabacchi, 1993). Toutefois, la Loire est un plus grand fleuve qui arrose une grande partie du territoire vers l'est et le sud et de ce point de vue, constitue un couloir majeur de migration.

Substrats/végétations	températures à 9 h (°C)	températures à 16 h (°C)	amplitudes (°C)
Température de l'air	20	29	9
Sables à <i>Paspalum distichum</i> L. (exposition sud)	19	50	31
Sables et vase sèche	21	54	33
Graviers à <i>Chenopodium</i> et <i>Amaranthus</i> sp. plur.	22,5	59	36,5
Graviers à <i>Cyperus esculentus</i> L.	24	47	23
Graviers à <i>Eragrostis pectinacea</i> (Michaux) Nees	24	45	21
Eau des bordures	18,5	28,5	10
Vase humide	17,5	27,5	10
Sable fin dénudé	25	48	23
Butte de sable (exposition sud)	29	50	21
Écarts maxima	11,5	31,5	26,5

Tableau 2 – Exemple de variations de températures diurnes à la surface du sol dans un bras de Loire à l'étiage (16 août 1984 aux Ponts-de-Cé (Maine-et-Loire), d'après Corillion, 1995, modifié)

3.3 SYNTHÈSE CRITIQUE DES CONNAISSANCES PALEOBOTANIQUES

On dispose encore de peu de données sur les paléoenvironnements de la plaine alluviale de la Loire durant l'Holocène (après le dernier épisode glaciaire du Würm, 10 000 ans BP). Néanmoins, il existe des données générales sur la basse vallée de la Loire et du Massif Armoricaïn (notamment Visset, 1979, 1985 ; Voeltzel, 1987 ; Visset, 1988 ; Barbier & Visset, 2000) ou dans l'orléanais-blésois (Garcin *et al.*, 1999). Les connaissances paléobotaniques qui concernent l'hydrosystème ligérien au sens strict restent rares (Voeltzel, 1987 ; Visset & Voeltzel, 1989 ; Visset *et al.*, 1999 ; Carcaud *et al.*, 2000 ; Cyprien & Visset, 2000), compte tenu des conditions hydrologiques et sédimentaires globalement défavorables à la conservation des pollens : substrats très remaniés, drainants, aérés, non acides, absence de tourbières, etc.

La région de la basse vallée de la Loire a probablement été une zone refuge de végétation lors du dernier épisode glaciaire (Würm), et en particulier durant le Pléniglaciaire ou Weichsélien (compris entre 30 000 et 15 000 ans BP). En effet, il est attesté (Barbier & Visset, 2000) que durant cette glaciation, le climat fut très fluctuant avec quelques épisodes de réchauffement modérés. Certains lieux comme la vallée de l'Erve en Mayenne, la vallée du Layon (affluent de la Loire au sud d'Angers) semblaient constituer des enclaves climatiques locales favorables au maintien des espèces sensibles au froid (arbres). A l'occasion des interstades (d'une durée de 400 à 1000 ans après le Pléniglaciaire), on a pu mesurer des augmentations notables des quantités de pollens d'arbres. Compte tenu de la courte durée de ces améliorations climatiques, les arbres pourvoyeurs de pollens ne pouvaient venir que d'une zone refuge locale proche, et en aucune manière du pourtour méditerranéen (zone refuge reconnue jusqu'à maintenant).

Grâce aux investigations menées dans le lit endigué de la Loire ou dans les vals, il est néanmoins possible de trouver quelques sites où les substrats sont favorables pour tenter de reconstituer des bribes de l'histoire de la végétation pendant l'Holocène (Visset *et al.*, 1999, Carcaud *et al.*, 2000). Les deux sites étudiés dans le val d'Authion (Saint-Nicolas-de-Bourgueil) et à Chalonnes-sur-Loire aboutissent à des constats similaires. Pendant l'Holocène, la végétation spontanée de la plaine alluviale (y compris à l'emplacement actuel du lit endigué à Chalonnes-sur-Loire) était globalement constituée par :

- des aulnaies (à *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.) plus ou moins marécageuses dont les surfaces paraissent très importantes jusqu'à l'époque gallo-romaine ; ces aulnaies se maintiennent cependant au moins jusqu'au XIV^e siècle.
- des plans d'eaux stagnantes avec des espèces d'hydrophytes et d'hélophytes d'eau stagnante comme *Typha* sp. (notamment *Typha angustifolia* L.), *Nymphaea* sp., *Sparganium* sp., *Cyperaceae*, *Apiaceae*, *Poaceae*, etc.
- des ripisylves caractérisées par *Humulus* sp. et *Vitis vinifera* L. subsp. *sylvestris* (C.C. Gmelin) Hegi. Ce dernier taxon, présent vers 4000 ans av. J.-C., semble avoir aujourd'hui complètement disparu des bords de Loire. A partir de l'époque gallo-romaine, la culture de la vigne est attestée (Dion, 1934) et il n'est pas possible de la distinguer de la sous espèce sauvage.
- des formations forestières bordant les aulnaies au moins jusqu'à l'époque gallo-romaine, notamment des chênaies avec *Quercus* sp., *Corylus* sp., *Ulmus* sp., *Fraxinus* sp., *Acer* sp., *Carpinus* sp., *Fagus* sp. et *Quercus ilex* L.. Si les quatre premiers arbres peuvent facilement être rapprochés de nos actuelles forêts de bois durs, il en va autrement pour *Acer* et *Carpinus*. La présence de ces taxons n'est pas inconcevable : elle révèle des assèchements locaux des substrats au sein de la plaine alluviale, comme c'est le cas aujourd'hui sur certaines îles et francs-bords du lit endigué. En revanche, on s'explique assez mal la présence à l'intérieur même du val d'Authion du hêtre (espèce de dryade des forêts collinéennes et encore moins celle du chêne vert¹⁸ (espèce xéro-thermophile). Les auteurs (op. cit.) considèrent que leur présence est conforme aux observations palynologiques antérieures pour les bords de Loire (Voeltzel, 1987). Toutefois, il est difficilement concevable que ces taxons puissent être présents à l'état spontané dans la plaine d'inondation de la Loire. Afin de lever cette incohérence, on peut proposer deux pistes non exclusives l'une par rapport à l'autre. En premier lieu, il est toujours possible que les pollens de ces taxons soient exogènes et auraient pu provenir des arbres se développant sur le coteau nord (hypothèse formulée dans Voeltzel, 1987). En second lieu, on connaît l'existence dans le val d'Authion de « montilles », sorte de tertres naturels liés à des surélévations locales du substratum. Ces points hauts non inondés peuvent également fournir une explication à la présence de ces taxons dans les fosses de prélèvement.

Les pollens des plantes liées à l'agriculture apparaissent au Néolithique (vers 6500 BP dans le val d'Authion et vers 7000 BP à Chalonnes-sur-Loire), mais leur présence reste extrêmement sporadique : *Asteraceae* (*Cichorioidae*), *Brassicaceae*, *Plantago* sp., *Centaurea* sp. et *Fagopyrum* sp. (sarrasin). A l'exception de ce dernier taxon planté, les auteurs qualifient ces plantes de rudérales dont la présence est liée à l'homme. Si cela peut bien entendu se concevoir, on peut proposer d'autres pistes d'interprétation (cf. infra). Mais c'est à l'époque gallo-romaine et surtout durant le Moyen-Age (800-1200) que se développe manifestement l'agriculture dans la plaine alluviale avec le lin, le sarrasin, le chanvre, les céréales et la vigne, mais également des buis, des châtaigniers et des noyers plantés à proximité des habitations. A la fin du Haut Moyen-Age, l'emprise agricole s'intensifie et on remarque une nette régression des forêts avoisinantes (chênaies déjà mentionnées). Dès l'époque gallo-romaine, les auteurs évoquent, en plus des taxons déjà mentionnés au Néolithique, la présence d'autres plantes qui signeraient l'anthropisation : *Centaurea cyanus* L., *Chenopodiaceae*, *Rumex* sp., *Polygonum aviculare* L.. S'il ne fait aucun doute que le bleuet est une messicole liée à la céréaliculture, on ne peut pas voir dans les plantes rudérales citées, une anthropisation obligatoire des espaces alluviaux. En effet, nous connaissons bien les espèces concernées que l'on rencontre de nos jours à l'état spontané sur les grèves essentiellement sableuses de la Loire. C'est sur de telles grèves mobiles où la dynamique fluviale s'exprime pleinement que l'on rencontre ces plantes (souvent annuelles). Le régime de perturbation et de stress écologique

¹⁸ Cette espèce est néanmoins présente actuellement sur les Puys du Chinonais (entre autres) en conditions xérophiles et calcaricoles.

favorise la présence d'espèces pionnières ou rudérales à l'instar des conditions analogues qui règnent dans certaines zones cultivées. Il est donc tout à fait plausible de considérer que la zone de prélèvement se serait trouvée à proximité d'un ancien chenal actif de la Loire.

Les données acquises par les études palynologiques sont encore insuffisantes pour pouvoir dresser un panorama complet et fiable de la végétation ligérienne durant l'Holocène : du Préboréal (10000 BP) au Subatlantique (période actuelle commencée vers 2600 BP). Par ailleurs, ces investigations ne prennent pas suffisamment en compte le contexte « hydrosystème ligérien », c'est-à-dire la dynamique fluviale, les remaniements sédimentaires perpétuels dans l'espace et dans le temps (déplacements d'îles, de chenaux, d'annexes hydrauliques au sein d'une plaine alluviale très large et libre de tout endiguement, etc.), l'existence de conditions stationnelles qui permettent l'installation d'espèces végétales propres à la Loire, etc. Par ailleurs, les sédiments qui permettent une bonne conservation des pollens ne sont pas forcément représentatifs de la réalité des substrats au sein de la plaine alluviale (en particulier les sédiments à dominante sableuse), ce qui explique notamment les faibles quantités de pollens de *Salix* sp. plur. et *Populus* sp. plur..

Nous retiendrons néanmoins que durant l'Holocène, la plaine alluviale a été longtemps occupée par une aulnaie omniprésente à *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. et par des espaces aquatiques d'eaux peu profondes (marais, tourbières ?) avec des végétations d'hydrophytes et d'hélophytes. Ces espaces étaient bordés par une forêt dominée par le chêne (*Quercus robur* L. et/ou *Quercus petraea* (Mattuschka) Liebl.), sans que l'on puisse conclure sur la nature alluviale ou collinéenne de cette forêt). Ces résultats sont à peu près conformes (du point de vue de la composition floristique des arbres, espèces exogènes exclues) aux végétations « spontanées » observées dans les vals facilement inondables de la Loire comme c'est le cas à Bréhémont (Cornier, 1997).

3.4 LES DIFFERENTES COMPOSANTES DE LA BIODIVERSITE

3.4.1 PRESENTATION DE LA BIODIVERSITE

3.4.1.1 Rappel de la définition de la biodiversité

Le terme « biodiversité », contraction de diversité biologique est relativement récent (une vingtaine d'années). Il a été adopté très largement par la communauté scientifique et par le public à la suite de la conférence internationale sur la diversité biologique de Rio de Janeiro (Brésil) en 1992. D'une manière générale, la biodiversité se définit donc comme l'ensemble des êtres vivants présents sur un espace donné. Cette biodiversité peut être appréhendée selon trois composantes (Lévêque, 1997) :

- la diversité des espèces, résultat de leur évolution biologique au cours des temps,
- la diversité génétique, caractérisée par des variabilités inter et intra-spécifique,
- la diversité écosystémique caractérisée par la diversité des multiples assemblages des biotopes et de leurs biocénoses associées.

Au niveau d'un écosystème ou d'un éco-complexe, la biodiversité peut être déterminée comme la « synthèse » des interactions réciproques entre biotopes et biocénoses. Dans ce cas, on reconnaît trois composantes de la biodiversité (Ward *et al.*, 1999) :

- la biodiversité structurelle identifiant la diversité ou l'hétérogénéité physique et chimique de l'habitat,
- la biodiversité fonctionnelle identifiant la diversité des processus spatio-temporels,
- la biodiversité constitutive identifiant la diversité taxonomique et génétique.

3.4.1.2 Biodiversité dans les divers groupes faunistiques

La prise en compte de la biodiversité au sein d'un hydrosystème comme la Loire repose essentiellement sur les deux règnes animal et végétal parce qu'ils sont plus faciles à appréhender. Mais les autres règnes (bactéries, protistes, champignons) sont tout aussi significatifs et contribuent de façon primordiale au fonctionnement des écosystèmes.

Dans le règne animal, seuls certains groupes biologiques ont été étudiés. Parmi ces derniers, des études ont permis de dresser des inventaires faunistiques relativement exhaustifs à l'échelle du fleuve. Les résultats sont présentés dans le tableau 3 ci-dessous.

Groupes faunistiques	Nombre de taxons
Invertébrés benthiques	2000 à 2500 espèces : Spongiaires, Cnidaires, Vers, Mollusques, Annélides, Crustacés, Insectes (80 %) (Bacchi, 2000)
	75 familles (Bacchi, 2000)
	102 genres (Bacchi, 2000)
Chironomidés (Diptères)	144 espèces (Garcia, 2000)
Poissons	42 espèces dont 8 migratrices amphihalines
Amphibiens	18 espèces
Reptiles	11 espèces dont 3 inféodées aux milieux aquatiques
Oiseaux	au moins 240 espèces (151 espèces recensées par Frochot, 1993 & 1995 dont 45 inféodées aux milieux aquatiques)
Mammifères	44 espèces dont 16 inféodées aux milieux aquatiques

Tableau 3 – Richesse taxonomique des groupes faunistiques de l'hydrosystème Loire (d'après Berton & Cornier, à paraître)

3.4.2 LA BIODIVERSITE VEGETALE

Les milieux alluviaux sont très riches en espèces, ainsi que le démontrent les inventaires effectués en Europe dans les grandes plaines fluviales. Ces inventaires mettent en évidence la conjonction de plusieurs cortèges floristiques, qui s'expliquent par le fait que les grands fleuves traversent plusieurs aires géographiques. Ainsi, la flore du Rhône (Pautou *et al.*, 1992) inclut ainsi des espèces de l'aire médioeuropéenne, d'Europe centrale, des espèces alpines et jurassiennes et des espèces méditerranéennes (le domaine méditerranéen commençant à l'aval de Lyon). La Loire est aussi riche en plusieurs cortèges floristiques atlantiques, méditerranéen et médioeuropéen (voir plus loin). Le Rhin bénéficie également de cortèges différents (Carbiener, 1970). Le Danube, malgré de nombreux aménagements souvent drastiques, conserve encore des îlots de biodiversité remarquables (Schnitzler, 2002), notamment dans des réserves naturelles comme en Autriche ou dans le delta (Roumanie).

La traversée de plusieurs aires biogéographiques explique aussi, partiellement, que la richesse spécifique totale évolue d'amont en aval. Ce facteur n'est cependant pas le seul à expliquer de telles variations. Par exemple, le long de l'Adour (Planty-Tabacchi, 1993), l'évolution de la richesse totale est en relation avec quatre facteurs : l'anthropisation, le climat, l'hydrologie et le développement du corridor. Les deux derniers facteurs peuvent s'exprimer par d'autres termes, plus explicites : la multiplication des habitats et des écotones, leur connectivité grâce aux transferts latéraux via les inondations (Amoros & Bornette, 1999), et la complexité des processus successionnels (Townsend, 1989 ; Pautou & Ponsero, 1996 ; Ward & Standord, 1995 ; Scott *et al.*, 1996 ; Hughes, 1997 ; Ward *et al.*, 1999).

A ces facteurs s'ajoutent la pression élevée de diaspores par la voie des eaux et la dynamique même des perturbations. En détruisant périodiquement les tapis végétaux, les inondations vident les niches écologiques de leurs occupants tout en les enrichissant en sédiments et minéraux. Ces fluctuations régulières des niches et des niveaux de ressources autorisent la coexistence d'un grand nombre d'espèces et de types de stratégies. Plus le milieu est perturbé, plus les ressources sont fluctuantes, plus grande est la biodiversité, la coexistence temporaire et l'instabilité des listes d'espèces (Burke & Grime, 1996 ; Davis *et al.*, 2000). Selon le modèle d'équilibre dynamique de Ward *et al.*, 1999, les facteurs en cause sont les gradients de perturbation et de productivité. Ainsi, selon ce modèle, la diversité maximale se rencontre pour des niveaux intermédiaires de perturbation et de productivité. Lorsque les perturbations sont fréquentes, la biodiversité n'est forte que si les substrats sont bien pourvus en nutriments. *A contrario*, si les perturbations sont rares, la biodiversité n'est maximale que si les ressources sont faibles, car les compétiteurs sont éliminés. Par ailleurs, la biodiversité est la plus forte dans les sections moyennes¹⁹ des fleuves (en général, secteurs en tresse ou en anastomoses). En effet, sur ces sections, les régimes de perturbations et de stress sont favorables et les eaux fournissent des nutriments en abondance.

3.4.2.1 Mise en évidence de la diversité taxonomique

Pour la flore ligérienne, seuls les végétaux vasculaires ont été inventoriés (voir ci-après) à l'échelle du fleuve dès le XIX^e siècle (Boreau, 1857). Les cryptogames ont été relativement peu étudiés, à l'exclusion des travaux de R. Corillion et M. Guerlesquin à l'Université catholique de l'ouest à Angers.

La biodiversité taxonomique n'est pas en mesure d'expliquer à elle seule la biodiversité globale au sein d'un éco-complexe comme la plaine alluviale de la Loire (Cornier, 1999), mais l'expression de cette diversité permet de rendre compte de la diversité écophysologique et génétique des plantes qui se développent sur un espace donné. D'une manière générale, le niveau retenu est l'espèce. Sans revenir sur la notion d'espèce en biologie végétale, ce niveau taxonomique possède de nombreux avantages. En effet, à l'exclusion de quelques groupes systématiques difficiles reconnus (annexe 2), les espèces ligériennes sont assez aisément identifiables. Par ailleurs, il est assez commode d'associer ces espèces à des conditions auto-écologiques discriminantes. Bien entendu, il est parfois nécessaire de recourir à des niveaux infra-spécifiques pour différencier certains taxons sur les plans morphologique, phénologique, biogéographique ou chorologique. Par exemple, pour *Echinochloa muricata*²⁰ (P. Beauv.) Fernald, la sous-espèce *muricata* se développe en août sur les grèves sableuses en voie d'assèchement, alors que la sous-espèce *microstachya* termine sa croissance en septembre sur des grèves humides.

¹⁹ La section de Loire étudiée correspond au cours moyen en anastomose, sauf entre Digoin et le Bec d'Allier où le style fluvial est méandriforme.

²⁰ espèce de *Poaceae* d'origine américaine qui se développe également en tant qu'adventice des rizières.

A la suite des synthèses bibliographiques réalisées (Cornier, 1996, 1998) et des inventaires réalisés dans le cadre de ce travail, la plaine alluviale de la Loire²¹ recèle plus de 1340 taxons (rhizophytes), répartis dans 475 genres et 119 familles (annexe 3). Des inventaires ont été réalisés sur d'autres fleuves comme l'Adour (Tabacchi, 1992) : on estime à 1600 le nombre total d'espèces vasculaires sur l'ensemble du cours. Cette valeur n'indique toutefois pas une richesse spécifique supérieure à la Loire puisque pour cette dernière, les cortèges montagnards et estuariens ont été volontairement exclus de notre inventaire.

Les taxons des familles les plus significatives sont présentés dans le tableau 4. Les espèces les plus mieux représentées sont des herbacées reconnues pour leur haut dynamisme évolutif (Raynal-Roques, 1994) : *Asteraceae* (155 taxons), *Poaceae* (138 taxons), *Fabaceae* (92 taxons). Parmi les ligneux, ce sont les *Salicaceae* qui sont les plus nombreux (19 taxons).

<i>Amaranthaceae</i>	12	<i>Juncaceae</i>	16
<i>Apiaceae</i>	51	<i>Lamiaceae</i>	50
<i>Asteraceae</i>	155	<i>Orchidaceae</i>	17
<i>Boraginaceae</i>	22	<i>Poaceae</i>	138
<i>Brassicaceae</i>	64	<i>Polygonaceae</i>	30
<i>Caryophyllaceae</i>	51	<i>Ranunculaceae</i>	32
<i>Chenopodiaceae</i>	15	<i>Rosaceae</i>	62
<i>Cyperaceae</i>	46	<i>Rubiaceae</i>	16
<i>Euphorbiaceae</i>	13	<i>Salicaceae</i>	19
<i>Fabaceae</i>	92	<i>Scrophulariaceae</i>	70
<i>Geraniaceae</i>	14	<i>Solanaceae</i>	11

Tableau 4 – Répartition des taxons dans les familles les plus significatives

3.4.2.2 Mise en évidence de la diversité biogéographique

Ce type de biodiversité renseigne sur l'origine géographique des espèces qui composent la mosaïque végétale de la plaine alluviale.

La définition d'un territoire phytogéographique (quel qu'en soit l'échelon hiérarchique) repose sur des critères floristiques prenant en compte la répartition des espèces et des communautés végétales (nature et chorologie des groupements naturels sous la dépendance des facteurs édaphiques et climatiques). Le district est un ensemble territorial qui possède à la fois certains traits floristiques des espèces et des groupements faisant défaut dans les districts voisins (Roisin, 1969).

La distinction d'un district et de sous-districts dans le Val de Loire repose sur l'analyse de la composition territoriale des grands « cortèges » floristiques : atlantique, méditerranéen (*s.l.*), médio-européen et eurasiatique, ainsi que sur l'examen de la composante « migratoire » exogène ou non (Corillon, 1989). La méthodologie adoptée par Corillon prend en compte la plaine alluviale de la Loire et les coteaux de la vallée et concerne la Loire occidentale (de l'Orléanais à l'estuaire).

Dans ce qui suit, la flore des coteaux est exclue de l'analyse. De la même manière, les espèces exclusivement présentes dans l'estuaire de la Loire ne sont pas reprises dans les tableaux suivants. Par espèce exclusive, il faut comprendre qu'il s'agit d'un taxon que l'on rencontre exclusivement dans le cadre régional en Val de Loire ; par espèce élective, un taxon présent en dehors du Val de Loire, mais avec de plus faibles fréquences. Enfin, le terme « à distribution géographique occidentale » fait référence aux espèces que l'on rencontre de l'estuaire à l'Orléanais.

²¹ La Loire est comprise ici entre la plaine du Forez et l'estuaire exclus.

3.4.2.2.1 Cortèges de la composante atlantique

L'analyse permet de recenser environ 34 espèces présentes dans la plaine alluviale au sein du cortège atlantique européen (tab. 5). La pénétration à l'intérieur des terres des franco-atlantiques ou des euatlantiques reste relativement limitée. Quelques espèces peuvent être qualifiées de ligériennes dans le nord-ouest de la France : de façon stricte avec *Angelica heterocarpa* Lloyd, *Lythrum borysthenticum* (Schränk) Litv., ou de façon relative avec *Carex ligerica* Gay. Il n'existe qu'une dizaine d'espèces à distribution fluviale occidentale. Les subatlantiques sont les plus nombreuses. Leur aire est plus large et imprécise aux approches du domaine médio-européen (Corillon, 1973, 1989). En amont d'Orléans, on remarque une relative pauvreté de la flore médio-européenne en éléments atlantiques (Loiseau & Braque, 1972).

Cortèges d'espèces	Espèces exclusives du Val de Loire	Espèces électives du Val de Loire	Espèces à distribution géographique occidentale
franco-atlantiques			
<i>Angelica heterocarpa</i> Lloyd			
<i>Carex ligerica</i> Gay			
ibéro-atlantiques			
<i>Lepidium heterophyllum</i> Benth			?
<i>Ulex minor</i> L.			
euatlantiques			
<i>Callitriche truncata</i> subsp. <i>occidentalis</i> (Rouy) Br.-Bl.			
<i>Lythrum borysthenticum</i> (Schränk) Litv.			
<i>Muscari botryoides</i> (L.) Miller			
subatlantiques			
<i>Aira caryophylla</i> subsp. <i>multiculmis</i> (Dumort.) Bonnier & Layens			
<i>Aira praecox</i> L.			
<i>Callitriche obtusangula</i> Le Gall			
<i>Centaurea nigra</i> L.			
<i>Chamaemelum nobile</i> (L.) All.			
<i>Conopodium majus</i> (Gouan) Loret			
<i>Cytisus scoparius</i> (L.) Link subsp. <i>scoparius</i>			
<i>Lathraea clandestina</i> L.			
<i>Linaria repens</i> (L.) Miller			
<i>Primula vulgaris</i> Hudson			
<i>Pulmonaria longifolia</i> (Bast.) Boreau			s.l.
<i>Ranunculus hederaceus</i> L.			
<i>Ribes rubrum</i> subsp. <i>vulgare</i> O. Schwarz			
<i>Senecio aquaticus</i> Hill			
<i>Thesium humifusum</i> DC.			
atlantiques pro parte (partiellement méditerranéennes)			
<i>Antinoria agrostidae</i> (DC.) Parl.			
<i>Apium inundatum</i> (L.) Reichenb. fil.			
<i>Barbarea intermedia</i> Boreau			
<i>Elatine hexandra</i> (Lapierre) DC.			
<i>Hypericum humifusum</i> L.			
<i>Linaria supina</i> (L.) Chaz.			
<i>Oenanthe crocata</i> L.			
<i>Ornithopus perpusillus</i> L.			
<i>Salix acuminata</i> Miller			
<i>Sesamoides purpurascens</i> (L.) G. Lopez			
<i>Trifolium michelianum</i> Savi			s.l.

? : incertitude

s.l. : au sens large

Tableau 5 – Espèces alluviales des cortèges de la composante atlantique (d'après Corillon, 1989 modifié)

3.4.2.2.2 Cortèges de la composante méridionale

Les espèces concernées ici correspondent aux cortèges méditerranéens au sens large. En effet, il convient davantage de parler « d'irradiations méditerranéennes » en régions ligériennes. Beaucoup d'espèces atteignent la vallée de la Loire comme limite nord absolue. Elles profitent des conditions climatiques locales favorables au niveau des coteaux, ou pour ce qui nous intéresse, les grèves sableuses xériques en été. La liste qui suit comporte une quarantaine d'espèces. Les mieux représentées ont une répartition composite méditerranéenne-atlantique (tab. 6). Certaines espèces ont un statut particulier :

- espèce strictement fluviale d'implantation récente : *Scirpoides holoschoenus* (L.) Sojak.,
- espèce au rôle majeur dans les forêts alluviales : *Fraxinus angustifolia* Vahl.

Beaucoup d'espèces appartiennent à la flore tourangelle ou blésoise, riche en éléments latéméditerranéens. Elles contribuent à discriminer un sous-district occidental du Val de Loire (Corillion, 1989).

Cortèges d'espèces	Espèces exclusives du Val de Loire	Espèces électives du Val de Loire	Espèces à distribution géographique occidentale
méditerranéennes-atlantiques			
<i>Alopecurus bulbosus</i> Gouan			
<i>Ammi majus</i> L.			
<i>Armeria arenaria</i> (Pers.) Schultes			
<i>Avena barbata</i> Link			
<i>Avena sterilis</i> L.			?
<i>Lupinus angustifolius</i> L.			
<i>Milium vernale</i> subsp. <i>scabrum</i> (L.C.M. Richard) K. Richter			
<i>Ornithogalum umbellatum</i> L.			
<i>Ranunculus ophioglossifolius</i> L.			
<i>Smyrnium olusatrum</i> L.			
<i>Torilis arvensis</i> (Hudson) Link			?
<i>Trifolium ornithopodioides</i> L.			
<i>Trifolium resupinatum</i> L.			
<i>Trifolium squamosum</i> L.			
<i>Vulpia membranacea</i> (L.) Dumort.		?	
subméditerranéennes-atlantiques (et subatlantiques)			
<i>Baldellia ranunculoides</i> (L.) Parl.			s.l.
<i>Bromus diandrus</i> subsp. <i>maximus</i> (Desf.) Soo			s.l.
<i>Chamaemelum mixtum</i> (L.) All.			
<i>Erodium moschatum</i> (L.) L'Hérit.			
<i>Fraxinus angustifolia</i> Vahl.			s.l.
<i>Ornithogalum pyrenaicum</i> L.			s.l.
<i>Ornithopus compressus</i> L.			
<i>Scirpoides holoschoenus</i> (L.) Sojak			
<i>Trifolium scabrum</i> L.			
<i>Ventenata dubia</i> (Leers) Cosson & Durieu		?	
<i>Veronica anagalloides</i> Guss.			s.l.
<i>Vulpia ciliata</i> Dumort.			
subméditerranéennes			
<i>Apera interrupta</i> (L.) P. Beauv.			
<i>Echinops sphaerocephalus</i> L.			
<i>Gagea minima</i> (L.) Ker-Gawl.			s.l.
<i>Medicago rigidula</i> (L.) All.			
<i>Polycarpon tetraphyllum</i> (L.) L.			
<i>Scrophularia canina</i> L.			
méditerranéennes diverses			
<i>Corynephorus canescens</i> (L.) P. Beauv.			
<i>Crypsis schoenoides</i> (L.) Lam.			
<i>Cytisus oromediterraneus</i> Rivas-martinez, Diaz, Fernand			
<i>Hirschfeldia incana</i> (L.) Lagrèze-Fossat			
<i>Orobanche ramosa</i> L.			
<i>Sisymbrium irio</i> L.		s.l.	

? : incertitude

s.l. : au sens large

Tableau 6 – Espèces alluviales des cortèges de la composante méridionale (d'après Corillion, 1989 modifié)

3.4.2.2.3 Cortèges à large distribution géographique

Il s'agit du groupe le plus important numériquement, rassemblant des cortèges à large distribution géographique d'origines diverses. Il apparaît que 4 espèces sont strictement liées au Val de Loire (tab 7). La grande majorité y est très fréquente. Certaines d'entre-elles marquent de façon

décisive les paysages ligériens : espèces des forêts alluviales (*Populus nigra* L., *Salix* sp. plur., *Ulmus laevis* Pallas). Quelques espèces ont une distribution occidentale, en particulier des plantes d'introduction récente : *Cuscuta scandens* Brot. ou encore *Senecio inaequidens* DC. (connue dans l'estuaire à la fin des années 1980, observée en 2000 sur la Vienne près de la confluence avec la Creuse).

Cortèges d'espèces	Espèces exclusives du Val de Loire	Espèces électives du Val de Loire	Espèces à distribution géographique occidentale
cosmopolites et subcosmopolites			
<i>Bolboschoenus maritimus</i> (L.) Palla			
<i>Cyperus esculentus</i> L.			
<i>Datura stramonium</i> L.			
<i>Digitaria ischaemum</i> (Schreber) Muhlenb.			
<i>Equisetum ramosissimum</i> Desf.			
<i>Eragrostis cilianensis</i> (All.) Janchen			
<i>Eragrostis pilosa</i> (L.) P. Beauv.			
<i>Polygonum lapathifolium</i> L.			
<i>Rumex maritimus</i> L.			
<i>Schoenoplectus supinus</i> (L.) Palla			
<i>Vallisneria spiralis</i> L.			
holarctiques			
<i>Cerastium arvense</i> L.			
<i>Chenopodium glaucum</i> L.			
<i>Elytrigia repens</i> (L.) Desv. ex Nevski			
<i>Erysimum cheiranthoides</i> L.			
<i>Juncus gerardi</i> Loisel.			
<i>Limosella aquatica</i> L.			
<i>Poa palustris</i> L.			
<i>Rorippa islandica</i> (Oeder ex Gunnerus) Borbás,			
<i>Rorippa palustris</i> (L.) Besser ?			
européennes diverses			
<i>Ulmus laevis</i> Pallas			?
<i>Populus nigra</i> L.			
<i>Polygonum lapathifolium</i> subsp. <i>brittingeri</i> (Opiz) Jav.			
<i>Rumex thyrsiflorus</i> Fingerh.			
<i>Rorippa stylosa</i> (Pers.) Mansfeld & Rothm. in Rothm.			
<i>Rorippa austriaca</i> (Crantz) Besser			
<i>Cuscuta scandens</i> Brot.			
<i>Centaurea maculosa</i> Lam.			
<i>Gagea pratensis</i> (Pers.) Dumort.			
eurasiatiques et eurosibériennes			
<i>Aristolochia clematitis</i> L.			
<i>Berteroa incana</i> (L.) DC.			
<i>Cardamine impatiens</i> L.			
<i>Cardamine parviflora</i> L.			
<i>Carex praecox</i> Schreber			
<i>Chenopodium botrys</i> L.			
<i>Cucubalus baccifer</i> L.			
<i>Galanthus nivalis</i> L.			
<i>Gypsophila muralis</i> L.			
<i>Humulus lupulus</i> L.			
<i>Hydrocharis morsus-ranae</i> L.			
<i>Inula britannica</i> L.			
<i>Lepidium graminifolium</i> L.			
<i>Lepidium rudemale</i> L.			

Cortèges d'espèces	Espèces exclusives du Val de Loire	Espèces électives du Val de Loire	Espèces à distribution géographique occidentale
<i>Lindernia palustris</i> F.X. Hartmann – espèce disparue ?			
<i>Melilotus albus</i> Medik.			
<i>Myosoton aquaticum</i> (L.) Moench			
<i>Orobanche major</i> L.			
<i>Plantago scabra</i> Moench			
<i>Polygonum mite</i> Schrank			
<i>Ranunculus circinatus</i> Sibth.			
<i>Salix alba</i> L.			
<i>Salix purpurea</i> L.			
<i>Salix triandra</i> L. emend. Ser.			
<i>Salix viminalis</i> L.			
<i>Saponaria officinalis</i> L.			
<i>Senecio viscosus</i> L.			
<i>Tanacetum vulgare</i> L.			
<i>Veronica verna</i> L.			
diverses (surtout : Europe, Asie, Afrique <i>pro parte</i>)			
<i>Althaea officinalis</i> L.			
<i>Artemisia campestris</i> L.			
<i>Asparagus officinalis</i> L.			
<i>Brassica nigra</i> (L.) Koch		?	
<i>Cerastium pumilum</i> Curtis			
<i>Chenopodium opulifolium</i> Koch & Ziz			
<i>Corrigiola littoralis</i> L.			
<i>Cyperus michelianus</i> (L.) Link			
<i>Juncus compressus</i> Jacq.			
<i>Linaria arvensis</i> (L.) Desf.			
<i>Myosurus minimus</i> L.			
<i>Senecio inaequidens</i> DC.			
<i>Solanum nigrum</i> L.			
<i>Solanum villosum</i> subsp. <i>miniatum</i> (Willd.) Edmonds			

? : incertitude

Tableau 7 – Espèces alluviales des cortèges à large distribution géographique (d'après Corillon, 1989 modifié)

3.4.2.2.4 Les cortèges d'espèces d'origine américaine

La Loire recèle presque 300 taxons d'origine étrangère. Ces plantes sont d'origine africaine, asiatique et américaine. Toutefois, les Amériques fournissent le contingent le plus important. Si la Loire est moins riche en espèces étrangères que l'Adour (369 espèces selon Planty-Tabacchi, 1993), il n'en demeure pas moins que le couloir de migration est plus étendu géographiquement et que cette flore ne cesse de s'enrichir. La Loire, en particulier son lit mineur est donc très accueillant²². Il s'agit d'une excellente illustration du modèle de Ward *et al.*, 1999, car le lit mineur est soumis à de fréquentes perturbations et est très bien pourvu en nutriments.

Le cortège d'espèces américaines est relativement important (tab. 8) et comporte beaucoup d'espèces d'introduction récente. Certaines d'entre elles ont une grande vitalité pour coloniser de nombreux biotopes notamment dans le lit mineur et leur vitesse de propagation vers l'aval ou vers l'amont peut être très rapide. Par ailleurs, il arrive que certaines d'entre elles s'implantent dans les communautés autochtones de façon décisive en modifiant leur composition et leur physionomie,

²² au moins pour les espèces non oligotrophes

allant même jusqu'à la substitution pour former des peuplements quasi-monospécifiques : *Ludwigia* sp. plur., *Paspalum distichum* L. au détriment du *Bidention tripartitae*. A la fin des années 1980, *Ludwigia peploides* (Kunth) P.H. Raven était encore considérée comme exclusive du Val de Loire par Corillion (1989). A l'heure actuelle, cette espèce s'est largement répandue en dehors de cette dition en compagnie de *Ludwigia grandiflora* (Michaux) Greuter & Burdet.

Cortèges d'espèces	Espèces exclusives du Val de Loire	Espèces électives du Val de Loire	Espèces à distribution géographique occidentale
nord-américaines			
<i>Acer negundo</i> L.			
<i>Amaranthus blitoides</i> S. Watson	?		
<i>Amaranthus retroflexus</i> L.			
<i>Ambrosia artemisiifolia</i> L.			
<i>Asclepias syriaca</i> L.			
<i>Aster lanceolatus</i> Willd.			
<i>Aster novi-belgii</i> L.		?	
<i>Bidens frondosa</i> L.			
<i>Datura stramonium</i> subsp. <i>tatula</i> (L.) Nyman			
<i>Echinochloa muricata</i> (P. Beauv.) Fernald			
<i>Eragrostis pectinacea</i> (Michaux) Nees			
<i>Erigeron annuus</i> (L.) Pers.			
<i>Impatiens capensis</i> Meerb.			
<i>Lepidium virginicum</i> L.			
<i>Lindernia dubia</i> (L.) Pennell subsp. <i>dubia</i>			
<i>Lindernia dubia</i> subsp. <i>major</i> (Pursh) Pennell			
<i>Oenothera biennis</i> L.			
<i>Oenothera oakesiana</i> (A. Gray) B. Wats. & Coult.			
<i>Oenothera parviflora</i> L.	?		
<i>Oenothera suaveolens</i> Pers.			
<i>Panicum capillare</i> L.			
Amérique centrale et tropicale			
<i>Amaranthus bouchonii</i> Thell.			
<i>Amaranthus hybridus</i> L.			
<i>Azolla filiculoides</i> Lam.			
<i>Azolla mexicana</i> C. Presl			
<i>Mollugo verticillata</i> L.			
<i>Paspalum distichum</i> L.	s.l.		
Amérique du Sud			
<i>Cyperus eragrostis</i> Lam.			
américaines diverses			
<i>Bidens vulgata</i> E.L. Greene			
<i>Ludwigia grandiflora</i> (Michaux) Greuter & Burdet		?	?
<i>Ludwigia peploides</i> (Kunth) P.H. Raven		?	?
<i>Veronica peregrina</i> L.			
<i>Xanthium albinum</i> (Widder) Scholz & Sukopp			
<i>Xanthium orientale</i> L.			
<i>Xanthium saccharatum</i> Wallr.			

? : incertitude

s.l. : au sens large

Tableau 8 – Espèces alluviales des cortèges d'origine américaine (d'après Corillion, 1989, modifié)

3.4.2.2.5 Essai de synthèse

Les études chorologiques réalisées à l'échelle de la France (Dupont, 1990) ou sur la Loire (Corillon, 1954, 1957, 1966, 1973, 1989, Loiseau & Braque, 1972) permettent de distinguer, au sein du district phytogéographique du Val de Loire (Loire moyenne), au moins deux sous-districts (fig. 7) :

- le sous-district occidental de l'Orléanais à l'estuaire permet de distinguer au total 130 espèces alluviales propres au Val de Loire, dont 19 exclusives et 111 électives. En prenant en compte la flore des coteaux adjacents, Corillon arrivait à 139 espèces propres au Val de Loire dont 30 exclusives et 109 électives.
- le sous-district oriental (Loire méridienne du Nivernais à l'Orléanais) est caractérisé par un autre groupe d'espèces (Loiseau & Braque, 1972) comme *Ranunculus monspeliacus* L., *Anthemis saxatilis* DC. ex Willd., *Centaurea maculosa* Lam., *Biscutella laevigata* L., *Euphorbia esula* L., *Oenothera villosa* Thunb., *Collomia grandiflora* Douglas ex Lindley, *Bidens connata* Willd., *Ranunculus baudotii* Godron, etc. Il convient d'ajouter que cette région est marquée par un micro-endémisme avec la présence de la néoendémique *Hieracium peleterianum* subsp. *ligericum* Zahn, strictement localisée sur les sables alluviaux de la Loire dont la station connue la plus en aval se trouve aux abords de Saint-Benoît/Loire en amont d'Orléans. Il est évident que la situation géographique de ce sous-district oriental engendre un climat davantage marqué par la continentalité et par l'influence montagnarde d'où la présence des cortèges de médioeuropéennes ou d'orophytes (*Cytisus oromediterraneus* Rivas-martinez, Diaz, Fernand et *Festuca longifolia* Thuill., *Anthemis saxatilis* DC. ex Willd. toutes trois présentes jusqu'à l'amont d'Orléans).

Enfin, la délimitation d'un district phytogéographique autonome ligérien ne se justifie pas seulement selon des critères floristiques ou chorologiques. L'étude du climat, des conditions édaphiques et des assemblages d'espèces au sein des communautés végétales fournit d'autres arguments. En effet, les groupements végétaux ont des compositions floristiques originales spécifiques du milieu ligérien. En conséquence, il est peut-être opportun de définir un troisième sous-district ou une variante du sous-district oriental du Val de Loire qui irait des abords de la Plaine du Forez au nord du Charolais. Il se caractériserait par les critères suivants :

- l'abondance de substrats, d'espèces et de communautés plus nettement acidiphiles à acidiphiles au sein de la plaine alluviale,
- une situation à la fois plus orientale, plus méridionale et altitudinalement plus élevée qui contribue à une abondance relative supérieure des espèces d'orophytes et des cortèges continentaux et méditerranéens (Bugnon *et al.*, 1998) :
 - groupe de plantes méditerranéo-atlantiques à méditerranéennes : *Ranunculus monspeliacus* L., *Ranunculus paludosus* Poir., *Andryala integrifolia* L., *Scilla autumnalis* L., *Trifolium subterraneum* L., *Xolantha guttata* (L.) Rafin.,
 - groupe de plantes continentales à subcontinentales : *Peucedanum oreoselinum* (L.) Moench, *Silene otites* (L.) Wibel,
 - orophytes : *Cytisus oromediterraneus* Rivas-martinez, Diaz, Fernand, *Pulmonaria affinis* Jordan in F.W. Schultz.
- un style géomorphologique du cours de la Loire très différent (méandrage) et un val libre (sans digues),
- une occupation des sols de la plaine inondable très différente puisqu'elle est essentiellement vouée à l'élevage (prairies pâturées surtout).

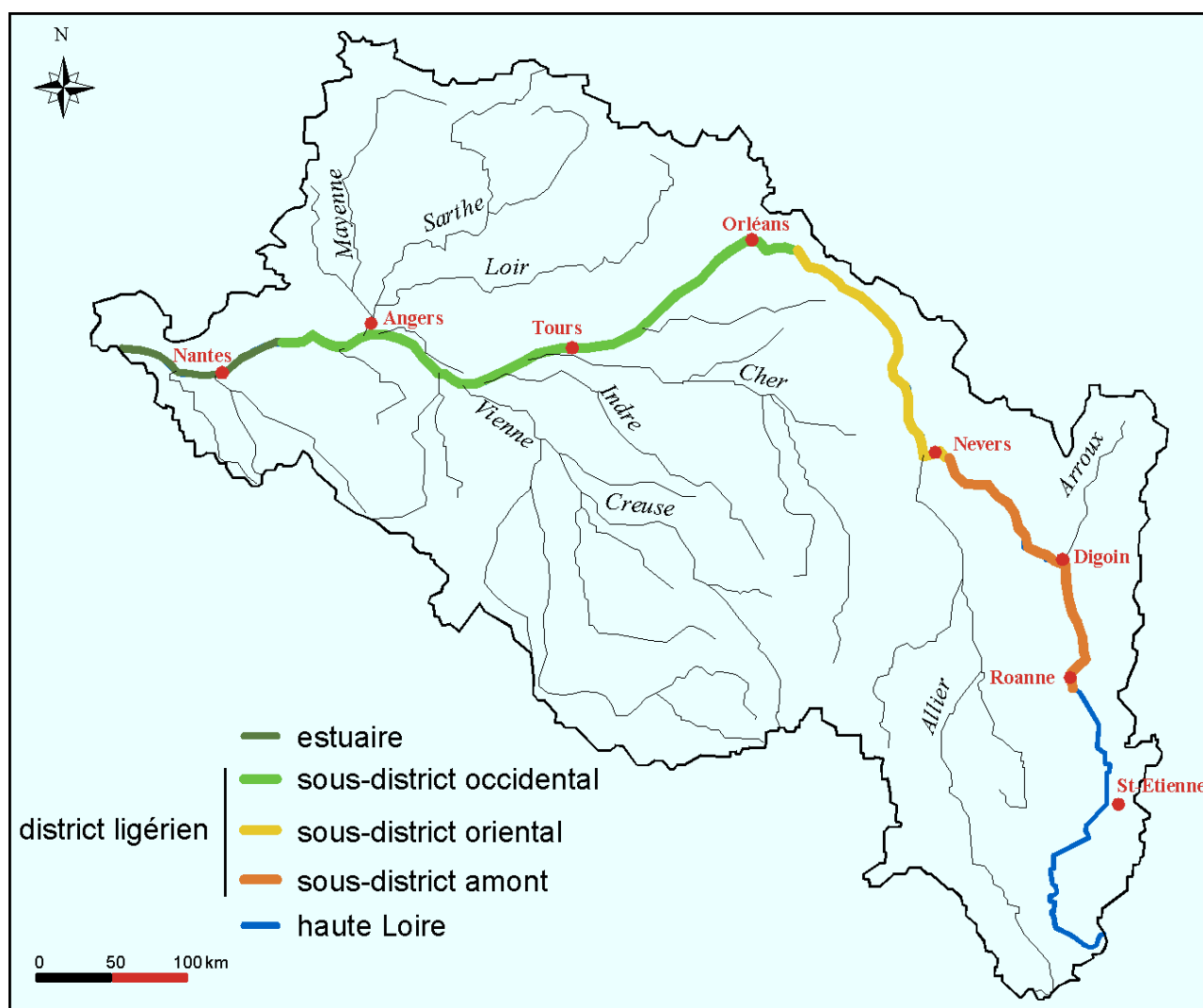


Figure 7 – Les divisions phytogéographiques de la Loire : synthèse personnelle

3.4.2.3 La diversité écologique

La diversité écologique permet de distinguer des groupes d'espèces ayant des « comportements » similaires vis-à-vis des paramètres abiotiques majeurs et explorant les mêmes sous-espaces aériens ou souterrains. Cette diversité peut être appréhendée de diverses manières. Nous évoquons ici trois approches : la biodiversité structurale, la biodiversité phytosociologique et la biodiversité des types écologiques.

3.4.2.3.1 Biodiversité structurale

L'écosystème ligérien, selon la typologie que nous avons adoptée (cf. § 6.1), comporte 51 écosystèmes principaux. Ces écosystèmes se caractérisent par leur composition floristique, leurs conditions stationnelles (en particulier vis-à-vis de l'inondabilité et des caractères physico-chimiques du substrat). A titre de comparaison, sur le Haut-Rhône et selon une approche comparable, 36 écosystèmes principaux ont été identifiés (Pautou & Ponsero, 1996), ce qui tendrait à montrer, à ce titre, une biodiversité supérieure sur la Loire.

Ces écosystèmes se caractérisent chacun par un compartiment hypogé (souterrain) et épigé (de surface). Le compartiment hypogé est subdivisé en « strates » individualisées grâce à leurs

caractéristiques physico-chimiques et biotiques propres (rapports entre volume de tissus vivants et matière organique morte, entre matière minérale et matière organique, entre volume d'air et volume d'eau pendant un cycle annuel, entre biomasse animale et biomasse végétale). Chacune de ces « strates » se répartit entre l'humus et les zones d'hydromorphie permanente. C'est sur l'ensemble de cette épaisseur que se développe la rhizosphère. La diversité en espèces végétales dépend de leurs capacités propres à explorer et à exploiter ces différentes « strates ». Ainsi, les espèces à système racinaire traçant (beaucoup d'herbacées, certaines *Salicaceae*) exploitent préférentiellement les premiers décimètres du sol, alors que des arbres à système racinaire pivotant (*Quercus robur* L., *Fraxinus*) sont capables de développer des racines jusqu'à 6 mètres de profondeur (Pautou & Ponsero, 1996).

Le compartiment épigé est aussi caractérisée par des « strates » d'épaisseur variable. Chacune d'entre elles est caractérisée par les rapports entre la biomasse caulinare et la biomasse foliaire, entre biovolume et espace non occupé ou par certains paramètres environnementaux (température, hygrométrie, éclaircissement, etc.). Ces idées seront reprises ultérieurement dans le cadre de l'approche architecturale des forêts alluviales (cf. § 4.3.4).

Entre les différentes strates des compartiments hypogés et épigés, il se produit des échanges descendants (migration des acides humiques, de l'argile, du fer) ou ascendants grâce aux remontées capillaires. L'humus est alimenté par les apports foliaires et la nécromasse d'origine végétale ou animale. Dans le contexte ligérien, ceci est surtout vrai en présence de sols suffisamment évolués au niveau du lit majeur et en particulier sous les forêts de bois durs. Selon Carbiener & Trémolières, (1990), chaque espèce ligneuse possède des caractères biochimiques propres qui contribuent au déroulement et à la fermeture des cycles biogéochimiques. Ainsi, ces auteurs montrent que les litières d'arbustes comme *Cornus sanguinea* L. sont très riches en phosphore et que *Alnus* peut produire jusqu'à 200 kg/ha d'azote. Ces éléments sont ensuite susceptibles d'être assimilés par les grands arbres. On montre également des complémentarités temporelles chez les forêts à synusies vernaies. Les espèces de ces synusies sont souvent des géophytes, qui lorsque leurs feuilles se décomposent, fournissent des nutriments (azote) aux autres espèces alors en pleine croissance. Dans les forêts de bois durs de la Loire, il existe une synusie particulièrement importante et plus précoce représentée par le développement du perce-neige (*Galanthus nivalis* L.) dès la fin janvier ; sa décomposition intervient en mai.

3.4.2.3.2 Biodiversité phytosociologique

Après identification des différents groupements végétaux, on peut également étudier leur répartition à différents niveaux syntaxonomiques. Les résultats compilés dans l'annexe 3 sont synthétisés dans le tableau 9 ci-dessous. A notre connaissance, une telle synthèse sur une aussi grande portion de fleuve (du Charolais à l'Anjou) n'ayant pas été réalisée sur d'autres fleuves, il est difficile d'initier des comparaisons à ce niveau.

Niveaux syntaxonomiques	nombre de syntaxons ligériens	nombre de syntaxons en France (Bardat <i>et al.</i> , 2000)	Pourcentage Loire/France
Classes	26	71	36,6 %
Ordres	41	138	29,7 %
Alliances	67	345	19,4 %
Associations	plus de 210	nc	nc

Tableau 9 – Répartition des groupement végétaux de la plaine alluviale de la Loire et de la France à différents niveaux syntaxonomiques

3.4.2.3.3 Biodiversité des types écologiques

La prise en compte de groupes écologiques dans l'analyse des communautés végétales est une méthode qui a montré son intérêt et son efficacité dans des circonstances diverses (Ellenberg, 1988) et en particulier dans les hydrosystèmes fluviaux (Pautou & Ponsero, 1996). Cette prise en compte des groupes peut se faire selon une approche phytosociologique, auto-écologique ou statistique. La constitution de groupes écologiques est toutefois délicate dans la mesure où chaque espèce possède une « personnalité écologique » elle-même dépendante de ses caractères morphologiques, du type biologique (voir paragraphe suivant) et de ses exigences physiologiques aux différents stades phénologiques ou de développement. Les groupes caractérisés par de faibles amplitudes écologiques sont pauvres en espèces. Celles-ci sont révélatrices et intègrent un ensemble de paramètres : ce sont des espèces indicatrices. Cependant, la définition de groupes écologiques est difficile dans le contexte des hydrosystèmes fluviaux et de la Loire en particulier compte tenu :

- de la variabilité du régime hydrologique et des fluctuations des niveaux piézométriques très divers en fonction de la localisation d'un espace étudié au sein de la plaine alluviale ;
- des variations continues des conditions stationnelles sous l'influence de la dynamique fluviale ;
- de la difficulté majeure de prendre en considération l'ensemble des actions anthropiques, dont certaines sont très anciennes et omniprésentes ; de plus, on ne dispose pas souvent d'un état initial indiscutable avant intervention humaine ;
- de l'existence d'une multitude de paramètres très fluctuants, parfois contradictoires, rendant difficile, voire impossible leur quantification ; c'est particulièrement flagrant pour la végétation herbacée des grèves.

Étant données ces difficultés, la constitution des groupes écologiques doit être très souple (Pautou & Ponsero, 1996). Les facteurs considérés sont :

- le facteur hydrique : désignation de groupes hygrophiles, mésohygrophiles, mésophiles, mésoxérophiles et xérophiles),
- les caractéristiques physico-chimiques du substrat : sa texture est fondamentale ainsi que sa richesse globale en nutriments,
- les conditions d'éclairement,
- les actions anthropiques.

La prise en compte de ces groupes écologiques a présidé, pour une large part, à la constitution de la typologie des communautés végétales de la Loire (cf. § 6.1)

3.4.2.4 Mise en évidence de la diversité des types biologiques

Les types biologiques permettent l'individualisation de groupes d'espèces présentant des stratégies comparables vis-à-vis de la répartition de l'énergie dans les tissus somatiques et germinaux.

L'appréciation de cette diversité pour la flore ligérienne peut être réalisée en considérant les types biologiques (Raunkiaer, 1934) de chacun des taxons. Certaines espèces peuvent posséder simultanément, en fonction des conditions du milieu, plusieurs types biologiques. Pour chacune des espèces vasculaires connues de la Loire, on a attribué le type biologique le plus représentatif en fonction de la littérature (Corillion, 1982 ; Coste, 1990 ; Fournier, 2000 ; Lambinon *et al.*, 1992) et de nos propres observations. La fréquence des taxons dans chacun des types biologiques (fig. 8) montre une très forte représentation des thérophytes (plus de 410 taxons, soit presque 31 % de la

flore). On l'explique par la présence de nombreux espaces soumis soit à un fort régime de perturbation (grèves et berges basses et moyennes dont les alluvions sont facilement remobilisables et inondables), soit à des stress par excès d'eau (annexes hydrauliques), soit enfin à des stress par sécheresse (grèves hautes pendant la période estivale, espaces alluviaux peu inondables constitués de sables purs). Le nombre de phanérophytes pourrait surprendre (près de 130). Mais si l'on considère les plantes ligneuses des forêts alluviales, on ne dépasse guère les 46 espèces (Schnitzler, 1996). Ce nombre est à comparer avec les 56 espèces rencontrées sur le Rhin en Alsace ou aux 52 du Haut-Rhône (Pautou & Ponsero, 1996). Cette différence s'explique par la chorologie, la phytogéographie et les processus de reconquête après les épisodes glaciaires (A. Schnitzler, com. pers.). En revanche, de nombreux taxons viennent grossir les rangs des phanérophytes, voire des chaméphytes : par exemple, on recense 14 *Rosa* et 12 *Rubus* ou des espèces en cours de naturalisation comme *Acer saccharinum* L., etc.

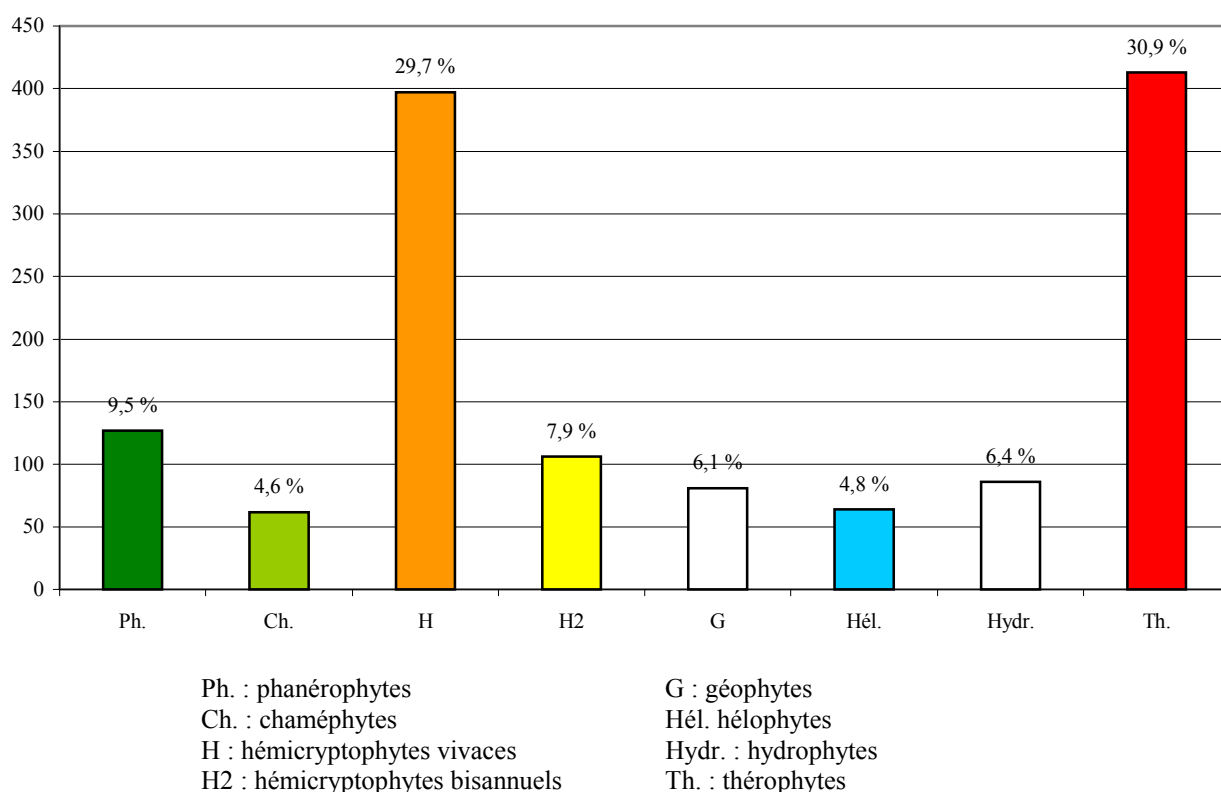


Figure 8 – Effectifs et fréquences des taxons des plantes vasculaires ligériennes en fonction des types biologiques

3.4.2.5 Cas particulier des plantes allochtones

La Loire moyenne est riche de presque 300 espèces allochtones, ce qui est moins important que sur l'Adour où 30 % de la flore est d'origine étrangère (Planty-Tabacchi, 1993). Il apparaît que les changements environnementaux dus à l'action de l'homme favorisent l'implantation de nouvelles espèces étrangères. Des recherches menées sur l'Adour (Tabacchi, 1992) montrent :

- que les populations d'espèces d'origine étrangère réagissent plus vite aux variations hydrologiques,
- que ces populations envahissent d'autant plus vite un espace donné que celui-ci est perturbé,
- que des capacités invasives d'une espèce peuvent se révéler brutalement.

Nous ajouterons, pour notre part, que ces capacités invasives peuvent aussi s'arrêter brutalement. Ainsi, sur le cours méridien de la Loire, cela a été le cas pour *Impatiens glandulifera* Royle, qui après une phase de forte expansion il y a quelques années, a vu ses populations décliner (Loiseau & Felzines, 1995). Il est possible que les explosions démographiques de cette espèce soient corrélées avec des étés secs et des étiages sévères.

Sur les systèmes fluviaux, l'ensemble des populations d'espèces étrangères qui y parviennent ne s'y implantent pas. Ainsi, on note 90 % d'échecs à ce niveau sur l'Adour d'après Planty-Tabacchi, 1993. En cas de réussite de l'implantation, les possibilités d'extension sont régulées par de nombreux paramètres environnementaux et génétiques. Un faible nombre d'espèces finit par avoir un comportement invasif.

L'impact des plantes invasives sur la diminution de la biodiversité des plantes et des communautés autochtones n'est pas évidente à quantifier. Sur l'Adour, aucune conclusion définitive n'a pu être établie (Tabacchi, 1992 ; Planty-Tabacchi, 1993). Ce qui semble établi, c'est que les espèces qui s'implantent dans des niches écologiques vacantes contribuent à l'augmentation de la diversité (Simberloff, 1981).

Sur la Loire, les espèces qui semblent poser le plus de problèmes ou de menaces sur la biodiversité sont encore en nombre relativement restreint, mais elles peuvent occuper de très vastes espaces. Ces plantes sont souvent d'excellents compétiteurs soit par rapport aux autres espèces herbacées, soit vis-à-vis de certains ligneux dans les forêts de bois tendres. En effet, des taxons comme *Impatiens glandulifera* Royle, *Solidago gigantea* Aiton, *Fallopia japonica* (Houtt.) Ronse, ou plus fréquemment, *Fallopia x bohemica*²³ (Chrtek & Chrtekova) Bailey retardent l'implantation des bois durs dans les saulaies-peupleraies du Rhin ou du Rhône (Schnitzler, 2002 ; Pautou *et al.*, 1992). Pour la Loire, il convient de mentionner *Aster lanceolatus* Willd., espèce omniprésente d'origine nord-américaine qui occupe des espaces similaires et joue un rôle analogue.

Sur le cours moyen de la Loire, *Fallopia x bohemica* (Chrtek & Chrtekova) Bailey n'est pas très abondante, sans doute à cause de conditions écologiques trop contraignantes par rapport à la dynamique fluviale et à la dessiccation estivale du substrat. En revanche, elle forme des massifs très étendus sur les berges d'érosion, notamment entre la plaine du Forez et le Nivernais, ainsi que dans les basses vallées de grands affluents comme le Cher. Le caractère monopoliste, la vitesse de croissance et de propagation, les caractères morphologiques et physiologiques exceptionnels ainsi que les problèmes que posent les renouées asiatiques le long des cours d'eau ont fait l'objet de nombreuses publications mentionnées par Schnitzler & Schlesier, 1997 ou Muller *et al.*, 1997. Ces plantes ont été fortement favorisées par des remblais incontrôlés (dans lesquels des rhizomes préexistaient) au niveau des berges ou d'anciennes gravières (la plaine du Forez en est un exemple frappant).

Chez les arbres, deux espèces américaines se remarquent sur la Loire. *Robinia pseudoacacia* L. participe en tant que pionnier aux forêts de bois durs dégradées (anthropisées) et dont la subsistance sur le long terme, si les perturbations anthropiques cessent, est menacée par l'émergence de meilleurs compétiteurs : *Fraxinus*, *Ulmus*, *Quercus*. Par ailleurs, *Acer negundo* L. se rencontre dans la forêt de bois tendres. Il forme parfois des peuplements purs, mais ne semble pas nuire à la biodiversité dans la mesure où il aurait tendance à former une transition vers les premiers stades des communautés à bois durs.

²³ Il s'agit de l'hybride entre *Fallopia japonica* (Houtt.) Ronse et *Fallopia sachalinensis* (Friedrich Schmidt Petrop.) Ronse ; cette dernière étant rare en France. L'ensemble de ces populations sont introgressées et polyploïdes (Jauzein, 1995).

Chez les espèces aquatiques, il nous faut citer trois taxons qui prennent une part très importante dans les paysages ligériens :

- les peuplements à *Ludwigia peploides* (Kunth) P.H. Raven et/ou *Ludwigia grandiflora* (Michaux) Greuter & Burdet d'origine sud-américaine ; ces plantes sont fortement monopolistes et forment des peuplements presque purs qui contribuent à la diminution de la diversité des groupements préexistants du *Bidention tripartitae* ou l'ensemble des communautés aquatiques ou amphibies. Ces deux taxons étaient présents en basse Loire et en Anjou dès le début des années 1980 (Corillion, 1981, 1982, 1994) : ils se sont largement répandus en Indre-et-Loire et en Loir-et-Cher à partir de ces zones. Dans le Loiret, leur présence semble un peu plus modeste, mais l'origine des plantes serait différente. Plus en amont, on en retrouve depuis la plaine du Forez où au moins l'une des deux espèces a été introduite dans les années 1980 jusqu'en Saône-et-Loire (des populations de *Ludwigia peploides* (Kunth) P.H. Raven déjà bien installée en 1999). Dans la traversée de la Nièvre, seule une station semble être connue à La Charité/Loire. La caractérisation écologique de ces peuplements reste à éclaircir dans le contexte ligérien. En basse Loire, il semblerait que *Ludwigia grandiflora* (Michaux) Greuter & Burdet prenne l'avantage sur l'autre espèce par compétition. Par ailleurs, nous avons pu observer qu'en présence des deux taxons, ils avaient tendance à se relayer topographiquement : *Ludwigia peploides* (Kunth) P.H. Raven se localisant au centre des boires et *Ludwigia grandiflora* (Michaux) Greuter & Burdet formant une ceinture concentrique. En Loire amont, nous n'avons observé *Ludwigia peploides* (Kunth) P.H. Raven que dans le chenal principal et donc sous les contraintes directes de la dynamique fluviale en période de hautes eaux. *A contrario*, la taille des plantes était nettement plus réduite qu'en Loire moyenne. Faut-il en conclure que la richesse de l'eau en nutriments favoriserait ces plantes ?
- des peuplements à *Paspalum distichum* L. (graminée subtropicale américaine) au comportement également monopoliste. Cette plante se rencontre dans des conditions similaires aux précédentes : soit elle participe aux mêmes groupements, soit elle se rencontre sur de substrats davantage sableux (plus près du courant ou à des niveaux topographiques légèrement supérieurs). Cette graminée semble limitée par un gradient thermique : ses populations les plus amont ont été découvertes dans le Loiret à Meung/Loire dans le cadre de ce travail.

Lorsque des soupçons de diminution de la biodiversité sont évoqués, il convient de bien en analyser les causes, car ces proliférations sont souvent la résultante d'atteintes environnementales comme la dégradation des habitats naturels ou de la qualité des eaux. Par ailleurs, sauf dans des cas bien circonscrits, il est parfois illusoire de vouloir les éradiquer étant données leurs formidables capacités de colonisation dans un hydrosystème comme la Loire à forte connectivité longitudinale et transversale. Toutefois, des recherches appliquées sont nécessaires, comme actuellement avec le lancement d'une étude sur la Loire par D. Lejas (Université de Tours) sous la direction de J.-P. Berton (Université de Tours), de J. Haury (INRA-ENSA de Rennes) et A. Dutartre (CEMAGREF de Bordeaux).

3.5 CONCLUSION SUR LA BIODIVERSITE

Il apparaît dans cette partie que les facteurs qui sont à l'origine de la biodiversité végétale de la plaine alluviale de la Loire sont extrêmement nombreux et sujets d'une très grande variabilité spatio-temporelle des conditions abiotiques, biologiques et anthropiques inhérentes à cet hydrosystème. La biodiversité taxonomique, avec plus de 1340 taxons vasculaires recensés (à

l'exclusion des domaines montagnard, collinéen et estuarien), montre que la Loire, à cet égard, est sans doute le plus riche des fleuves français voire ouest-européen.

La diversité végétale de la Loire s'explique globalement par :

- l'extension géographique et la morphologie du réseau hydrographique du fleuve soumis à diverses influences climatiques,
- son régime hydrologique très particulier et encore très peu régulé,
- des caractéristiques sédimentaires, édaphiques et géomorphologiques qui instaurent une grande variabilité micro-climatique,
- le maintien d'un certain espace de liberté géomorphologique,
- une relative diminution de la pression anthropique (en comparaison avec la majorité des autres fleuves européens) dans son lit endigué depuis la fin du XIX^e siècle,

Des menaces pèsent toutefois sur cette biodiversité. Nous aurons l'occasion de les évoquer plus loin dans cette thèse. Toutefois, on peut dire qu'elles sont liées à la dégradation importante de la qualité de l'eau qui a des répercussions au niveau des plantes aquatiques, amphibiens ou hygrophiles, notamment au niveau des annexes hydrauliques ou du lit vif. La deuxième menace est liée à l'incision du lit vif qui perturbe considérablement le fonctionnement géomorphologique et sédimentaire du fleuve. Ces problèmes sont probablement à l'origine, au moins partiellement, de l'augmentation des flux d'espèces allochtones (nombre de taxons, capacités d'insertion dans les écosystèmes indigènes).

4 METHODOLOGIE

4.1 CADRE METHODOLOGIQUE

L'étude de la couverture végétale par les méthodes de l'écologie du paysage (Forman & Godron, 1986), apporte des connaissances d'un grand intérêt pour caractériser les éco-complexes fluviaux (Girel, 1994-A ; Garguet-Duport & Girel, 1995 ; Clergeau & Désiré, 1999 ; Weinstoerffer & Girardin, 2000), les interrelations qui s'établissent entre les différents sous-systèmes, la notion de fragmentation, de corridor, de maillage, d'unités et d'ensembles fonctionnels, de successions (Chiarello *et al.*, 1998), ou même l'évolution historique de la diversité paysagère sous l'influence de la dynamique fluviale (Marston *et al.*, 1995). Mais ces méthodes ne suffisent pas, à elles seules, à identifier clairement les caractéristiques stationnelles des communautés végétales ; il est nécessaire de leur adjoindre une approche phytoécologique. Par ailleurs, une approche purement phytosociologique n'aurait pas été satisfaisante compte tenu des carences très importantes qui existent dans la connaissance des associations végétales liées au fleuve, par l'existence de conditions stationnelles très fluctuantes qui instaurent une très grande variabilité dans la composition des groupements végétaux, notamment dans le lit mineur. Enfin, le niveau « trop fin », « trop statistique » ou « trop conceptuel » de définition et de caractérisation de certaines associations végétales ne permet pas toujours de les « rattacher » de façon évidente à un écosystème. Il se pose également les problèmes de complexes d'associations, de mosaïques et des successions saisonnières qui compliquent l'échantillonnage. Les méthodes de la phytosociologie synusiale (Gillet *et al.*, 1991 ; Gillet, 1998), quant à elles, sont encore en phase de développement. Elles sont peu utilisées et restent très descriptives. Toutefois, des zones alluviales de Suisse ont été caractérisées par cette méthode (Roulier, 1998).

La méthodologie retenue devait être adaptée compte tenu des difficultés et des caractéristiques inhérentes à la Loire. C'est pourquoi, il est apparu qu'une approche phytoécologique, basée en partie sur les méthodes d'échantillonnage (Pautou & Girel, 1988) et les acquis de la phytosociologie sigmatiste ont déjà montré leur pertinence. Par ailleurs cette méthode (cf. § 4.3) est relativement facile à mettre en œuvre, y compris sur la Loire (Barreau, 1996-A, 1996-B ; Chevallier, 1996 ; Cornier, 1996, 1997 ; Schnitzler, 1995). En outre, la méthode d'échantillonnage adoptée apporte une certaine cohérence et a été intégrée dans le Cahier des Clauses Techniques Générales dans le cadre des études environnementales d'état initial et de suivi du lit de la Loire (Équipe Pluridisciplinaire Plan Loire Grandeur Nature, 1998).

En dehors des relevés phytoécologiques, l'objectif de caractérisation de la végétation en fonction des principaux facteurs abiotiques qui régissent sa dynamique spatiale et temporelle, impose leur caractérisation. Les analyses statistiques multivariées constituent un outil indispensable pour permettre de relier les facteurs abiotiques à la végétation ou aux espèces et afin de hiérarchiser leur importance respective.

La dynamique temporelle des communautés végétales est appréciée selon deux approches complémentaires. Une approche globale réalisée avec le concours des données phytoécologiques et phytosociologiques déjà acquises, et grâce aux observations de terrain. Une seconde approche vise à caractériser les successions végétales au sein de la forêt alluviale grâce aux méthodes et concepts d'architecture et de sylvigénèse.

4.2 LES SITES D'ETUDE

4.2.1 JUSTIFICATION DU CHOIX DES SITES

Le choix des sites d'étude doit répondre à des conditions multiples :

- être représentatifs des conditions qui règnent sur une large portion de l'hydrosystème considéré, de ses paysages et de sa végétation,
- être bien répartis sur l'ensemble du cours pour prendre en compte les grandes variations sur les plans hydrographique, géomorphologique et phytogéographique, notamment du fait de la grande longueur de fleuve étudiée (presque 500 km),
- disposer, au moins pour certains d'entre eux, de moyens pour prendre en compte les conditions stationnelles abiotiques de l'hydrosystème (données topographiques, hydrologiques),
- avoir éventuellement fait l'objet d'études antérieures : occupation des sols, évolution diachronique, données historiques et usages, données sur le fonctionnement physique de l'hydrosystème (hydrologie, géologie, physico-chimie des eaux, etc.), données botaniques, données écologiques diverses, etc.

Répondre à l'ensemble de ces conditions pouvait apparaître comme une gageure à cause du faible nombre de données et d'études réalisées sur la Loire et compte tenu de l'importance du secteur étudié. Afin d'y parvenir, il a été nécessaire de réaliser des investigations préalables en fonction des données disponibles dans la bibliographie, mais également grâce à des prospections de terrain. Par ailleurs, les sites retenus devaient répondre à des critères d'accessibilité et d'autorisation d'installation d'objets (piézomètres). Deux types de sites ont été retenus : des sites principaux et des sites secondaires.

Les sites principaux sont au nombre de trois (cf. fig. 9) :

- Le site du Bec d'Allier (en aval de Nevers, à cheval sur les départements de la Nièvre et du Cher). Les données sur le milieu physique sont assez nombreuses dans le cadre du Programme National de Recherche sur les Zones Humides, même si elles ne sont pas encore complètement disponibles. Les données floristiques et phytoécologiques sont nombreuses : Armand & Ducerf, 1993 ; Frain, 1994 ; Schnitzler, 1995, 1996 et les nombreuses études conduites dans la région par J.-E. Loiseau depuis plusieurs décennies.
- Le site de Montlouis/Loire (en amont de Tours en Indre-et-Loire). Les données physiques sont assez peu nombreuses, mais le site a fait l'objet d'études floristiques récentes et précises (Tessier, 1998) notamment dans le cadre du site Life Loire-Nature (Mars, 2000). Les données phytoécologiques plus anciennes (Grelon, 1976) ne sont malheureusement plus guère utilisables car le site qui avait été étudié à l'époque se trouvait un peu plus à l'aval et a fortement évolué, surtout après les aménagements lourds des ponts et infrastructures de la déviation est de Tours et du TGV Aquitaine.
- Le site de Bréhémont (à l'aval de Tours en Indre-et-Loire). Ce site est particulièrement remarquable car il a bénéficié d'un grand nombre d'investigations récentes sur le milieu physique (Gaultier, 2000 ; Gautier *et al.*, 2000 ; de Froberville & Bacchi, 1995 ; Grosbois, 1998 ; etc.) et biologique (Bacchi, 2000 ; Cornier, 1997 ; Cornier & Maman, 1999) ou en

cours (thèse de S. Rodrigues, Univ. de Tours traitant de l'influence de la végétation²⁴ du lit mineur sur les processus géomorphologiques et sédimentaires).

Ce sont les sites principaux qui ont bénéficié de la plus grande attention ; ils ont été équipés en piézomètres et ont fait l'objet d'analyses de sols et d'eaux.

Les sites secondaires, quant à eux, sont au nombre de quatre (fig. 9) :

- Le site près de Digoin en Loire amont peu avant la confluence avec l'Arroux en Saône-et-Loire, limitrophe avec l'Allier,
- Le site d'Ousson/Loire – Châtillon/Loire en amont d'Orléans, dans le sud du département du Loiret,
- Le site de Meung/Loire – Beaugency en aval d'Orléans à l'ouest du département du Loiret,
- Le site de Souzay-Champigny à l'amont immédiat de Saumur dans le Maine-et-Loire.

Ces sites secondaires ont fait l'objet de relevés phytoécologiques associés à des données topographiques et de substrat. Comme les sites principaux, ils font partie du réseau de « sites de référence » mis en place à l'initiative de la DIREN Centre (Service de Bassin Loire-Bretagne). Ces sites de référence servent à étudier la dynamique physique, biologique et paysagère de l'hydrosystème et les conséquences éventuelles des travaux pratiqués dans le lit fluvial dans le cadre du programme de restauration et d'entretien du Plan Loire Grandeur Nature. Ce travail apporte donc une contribution à ce titre.

Enfin, la Loire n'est pas la somme de quelques sites, c'est un corridor fluvial continu. C'est pourquoi, la prise en compte de l'ensemble du fleuve, de sa végétation et de sa flore n'ont jamais été oubliés dans le cadre de ce travail.

²⁴ en tant qu'élément physique

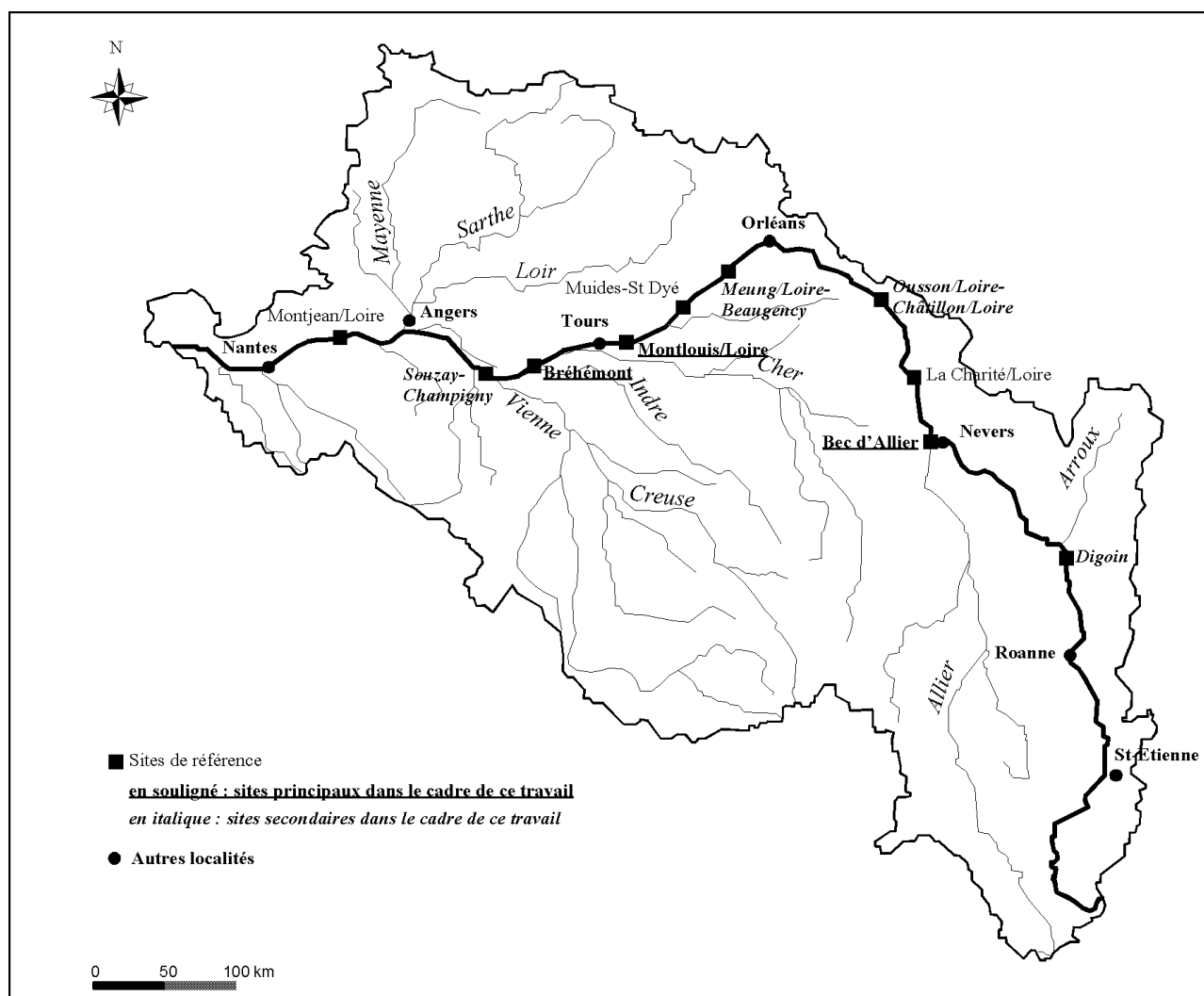


Figure 9 – Carte du bassin versant de la Loire et des sites d'études

4.2.2 PRESENTATION DES SITES PRINCIPAUX

4.2.2.1 Le site du Bec d'Allier

4.2.2.1.1 Caractéristiques générales

Le site du Bec d'Allier (fig. 10), ainsi dénommé à cause de la confluence est localisé à l'aval de Nevers, à cheval sur les départements de la Nièvre et du Cher. Il marque de façon évidente le début du cours moyen de la Loire. Le fleuve, renforcé par son affluent « jumeau » voit son débit doublé. Le fleuve s'écoule alors dans une direction sud-nord le long d'une gouttière synclinale bien pourvue en sable d'une largeur de 4 à 5 km (Chambaud *et al.*, 1996). Les paysages prennent une ampleur beaucoup plus imposante à cause de l'élargissement du lit et de la vallée. Si en amont du Bec d'Allier, la Loire développe un style sinueux à méandrique, à l'aval, la morphologie évolue de façon importante dans la mesure où le fleuve est formé de bras multiples, et d'un grand nombre d'îles, d'atterrissements végétalisés, ainsi que de vastes grèves de sable ou de galets. C'est l'Allier qui impose son style morphologique. Les chenaux du fleuve sont de type anastomosé (Gautier *et al.*, 1999, 2000) ; la pente est de l'ordre de 0,6 ‰. Entre l'amont et l'aval du Bec d'Allier, la bande active passe d'une largeur de 200 m à 400 m. On identifie notamment de vastes îles boisées (Îles de Marzy notamment) et des francs bords bien développés. Même si quelques îles sont restées stables

depuis le XVIII^e siècle (Bomer, 1972), on note une forte dynamique morphosédimentaire depuis le milieu du XIX^e siècle (fig. 12). Les sédiments transportés annuellement varient entre 0,6 et 1,4 million de tonnes à l'aval du Bec d'Allier et les quantités apportées par l'Allier sont du double par rapport à la Loire (Berthois, 1972, Babonaux, 1970, Bertaina, 1995).

Les caractéristiques hydrologiques sont bien connues (Dacharry, 1974). Les résultats sont synthétisés dans la figure 11. Outre les valeurs moyennes, ce qui frappe, ce sont les débits extrêmes enregistrés : ils varient de 24 m³/s pendant l'étiage 1976 à 7500 m³/s (débit estimé pendant la crue de 1856).

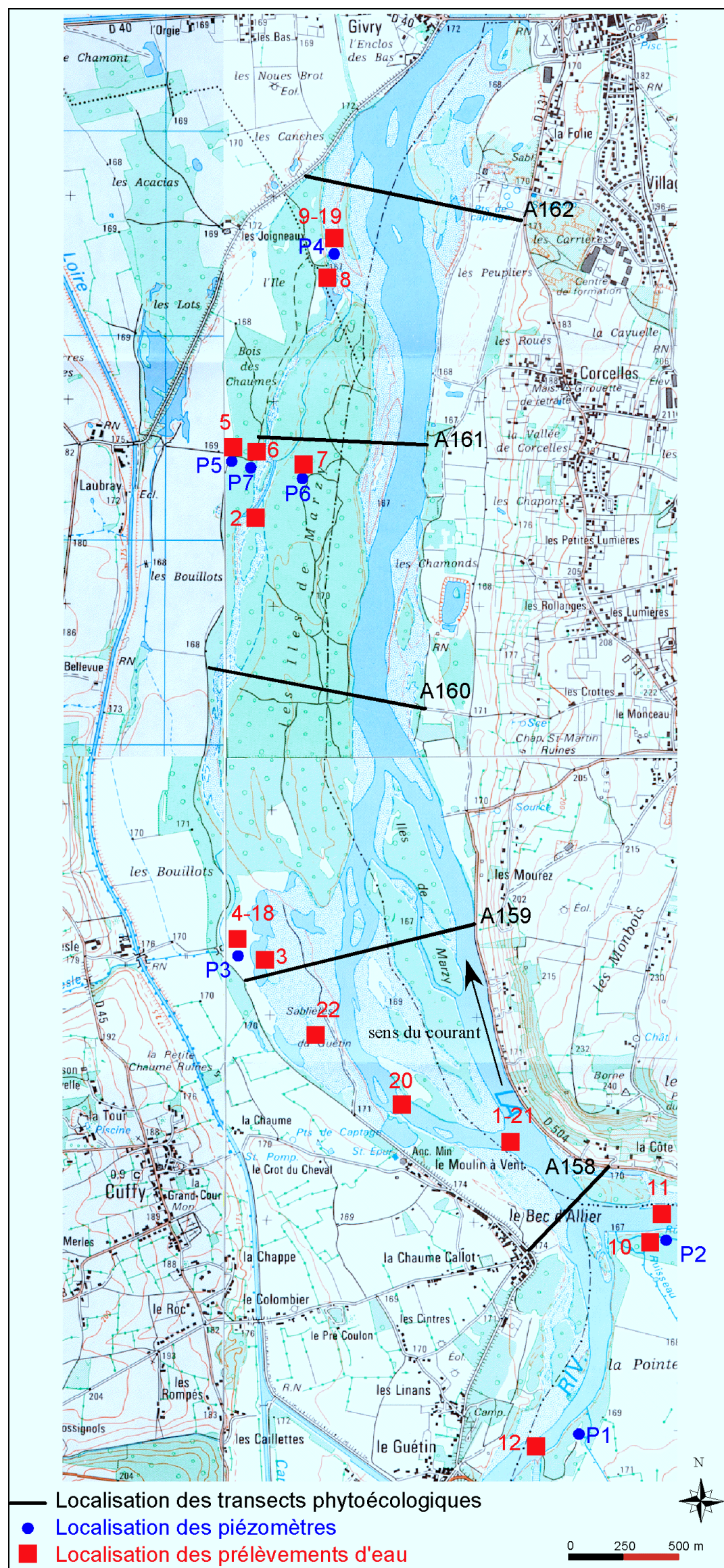


Figure 10 – Le site du Bec d’Allier (Nièvre, Cher) avec localisation des transects phytoécologiques, des piézomètres et des prélèvements d’eau (source : carte ©IGN à 1/25000)

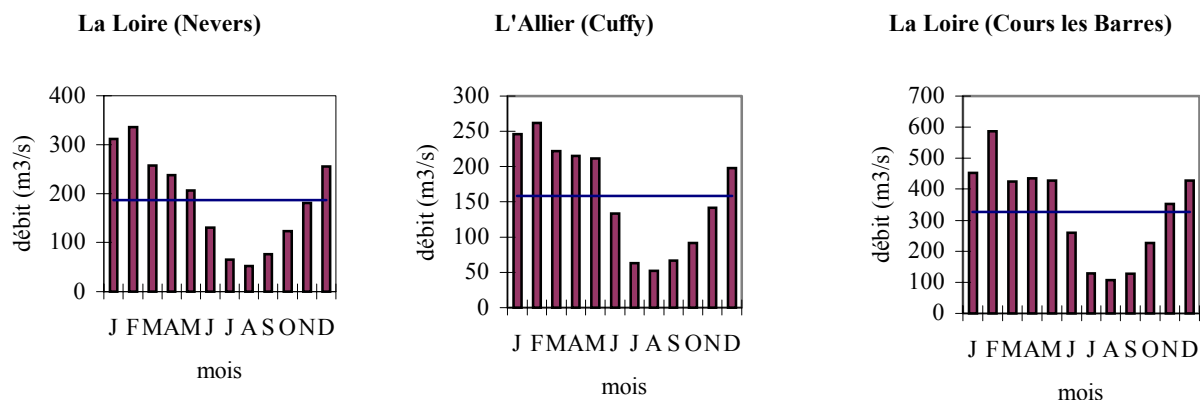


Figure 11– Débits moyens mensuels et inter-annuels de la Loire et de l’Allier et de la Loire respectivement en amont et en aval du Bec d’Allier (source : Agence de l’Eau Loire-Bretagne, 1995)

4.2.2.1.2 Historique récent de l’occupation du sol et des usages

La Loire, sur ce secteur a fait l’objet d’endiguements (partiels) à partir du XVI^e siècle (Dion, 1961, Charlot *et al.*, 1996). Mais les ouvrages réalisés, comme ceux facilitant la navigation restent très modestes (sauf à Fourchambault), à cause de la construction du canal latéral à la Loire (rive gauche) où transitait l’essentiel de la navigation commerciale.

Outre l’évolution géomorphologique qui fait l’objet d’études en cours (Programme National de Recherche sur les Zones Humides, E. Gautier), l’observation des documents anciens (carte de la Loire de 1850, photos aériennes depuis 1949) permet d’établir des cartographies de l’occupation du sol (Gautier *et al.*, 2000-B, Gautier, 2001, fig. 12). Toutefois, les données historiques dont nous disposons sur l’évolution de l’occupation du sol sont assez maigres. Un certain nombre de témoignages nous permettent cependant d’affirmer que la plupart des îles et francs-bords ont été pâturés, voire fauchés (Gautier, 2001), mais ces activités se sont peu à peu éteintes après la seconde guerre mondiale. Il est fort probable que les espaces actuellement occupés par la forêt de bois durs avec des chênes centenaires furent également pâturés, par les moutons ou les vaches ; la pâture en espace semi-boisé était en effet courante en bord de Loire et on peut encore l’observer dans quelques localités (Cornier, 1994).

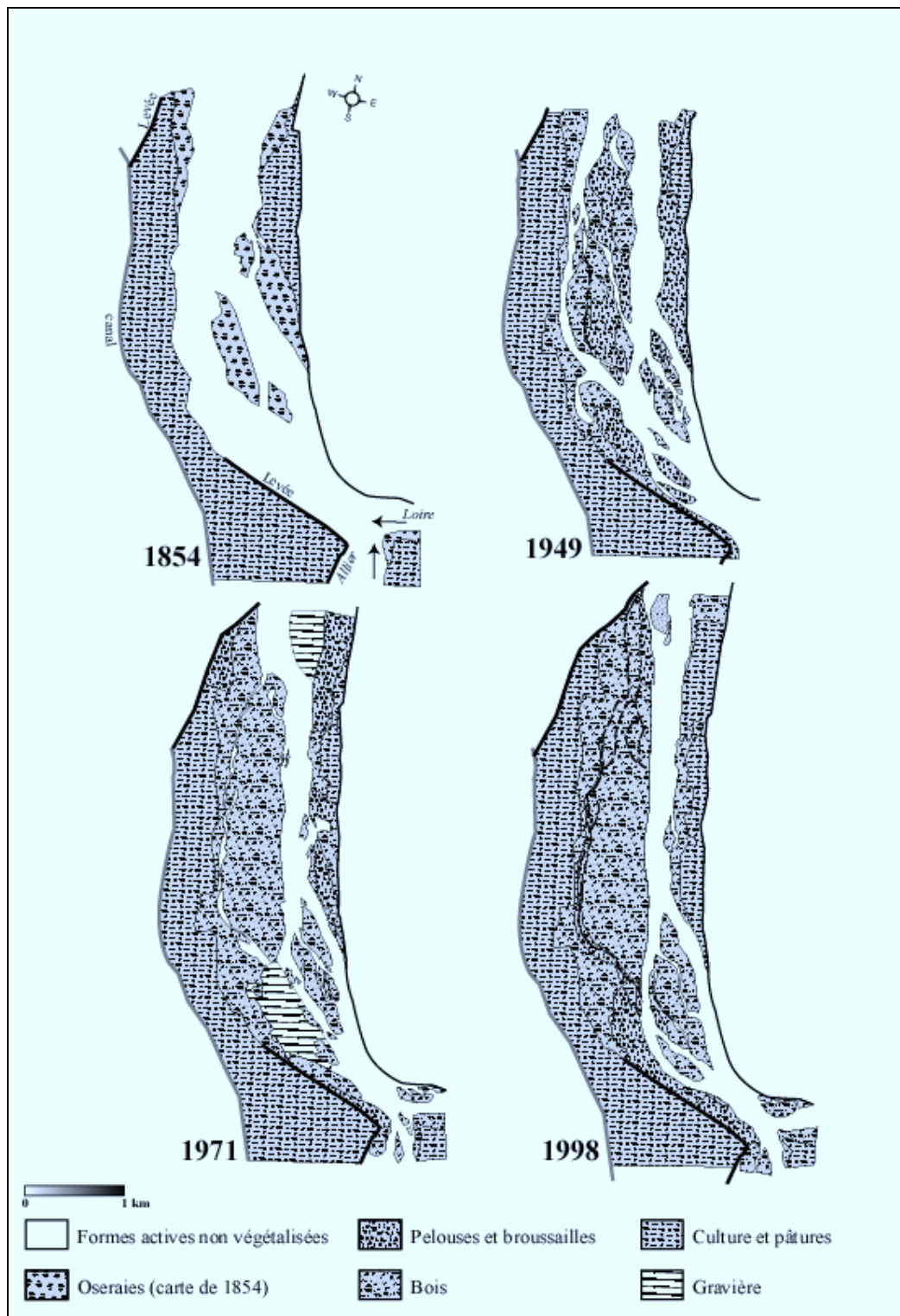


Figure 12 – Évolution du lit de la Loire entre le Bec d'Allier et Fourchambault depuis 1854 (source : E. Gautier *et al.*, 2000-A, PNRZH)

4.2.2.2 Le site de Montlouis-sur-Loire

4.2.2.2.1 Caractéristiques générales

Le site de « Montlouis » (fig. 13) se situe en Indre-et-Loire (communes de Montlouis-sur-Loire, Vernou-sur-Brenne, Noizay) à une dizaine de kilomètres en amont de Tours. Ce secteur de la

Loire moyenne est caractérisé par une vallée d'un peu plus de 2,5 km de largeur. La Loire est limitée par deux levées distantes de 420 à 800 m. La pente du lit est comprise entre 0,35 et 0,4 ‰. Le lit endigué est marqué par la présence de plusieurs îles, francs-bords, bras secondaires et boires, ainsi que par des anciens ouvrages de navigation la plupart longitudinaux et boisés. Les terrains sont représentés par des alluvions fluviales modernes dominées par des sables (grains de quartz, feldspath, micas, basaltes) avec des lits d'argiles, graviers et cailloutis ; ces éléments d'origine locale : silex et calcaire (Mars, 2000). A 10 m de profondeur environ, le sous-sol est constitué de craie blanche (tuffeau) du Turonien moyen, puis de craies marneuses du Turonien inférieur, l'ensemble sur une épaisseur d'environ 35 m. En dessous, débute le Cénomaniens avec des marnes à Ostracées (Alcaydé, 1996). Les sols et les substrats ont fait l'objet de sondages en 1985 menés par Lebrun et Mettay (Chambre d'agriculture d'Indre-et-Loire). Les sols possèdent des caractéristiques typiques pour la Loire (cf. § 3.2.1.2) ; toutefois, on note une assez bonne proportion de brunisols fluviqes sur les plus hautes îles sous couvert forestier.

Sur le plan hydrologique, on peut se référer à la station de Blois (fig. 14) ou de Tours, les débits ne variant que très peu entre les deux (Agence de l'Eau Loire-Bretagne, 1995). Le débit moyen inter-annuel est de 364 m³/s et les débits extrêmes enregistrés varient de 19 m³/s en 1949 à 6000 m³/s en 1866.

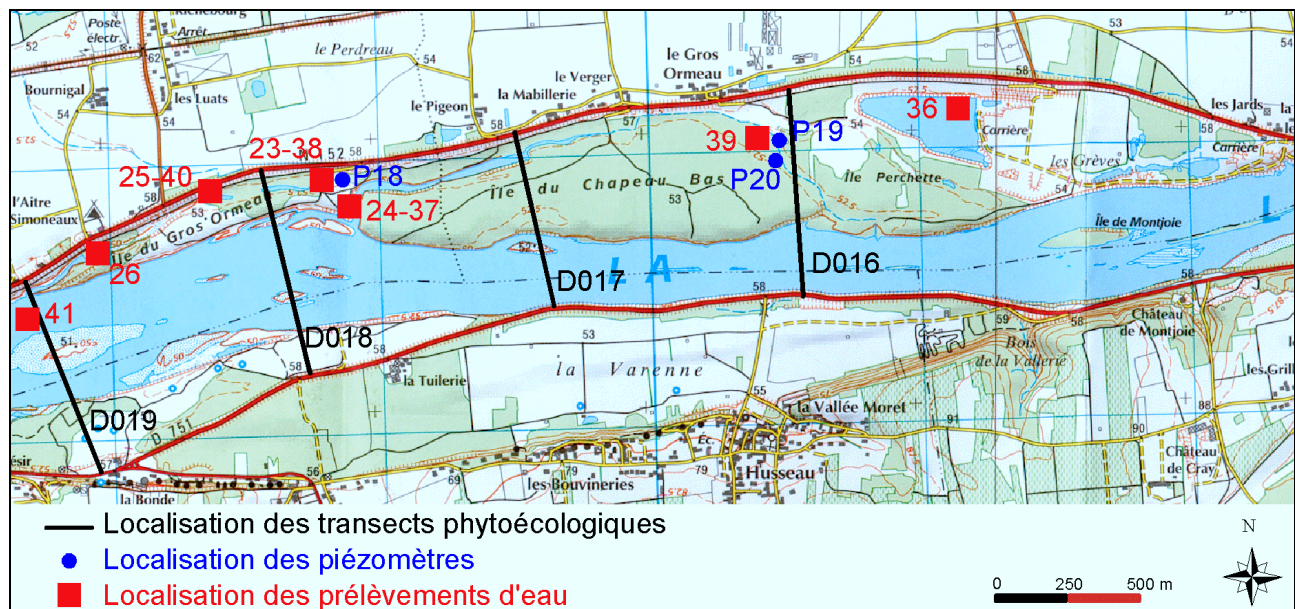


Figure 13 – Le site de Montlouis/Loire (Indre-et-Loire) avec localisation des transects phytoécologiques, des piézomètres et des prélèvements d'eau (source : carte ©IGN à 1/25000)

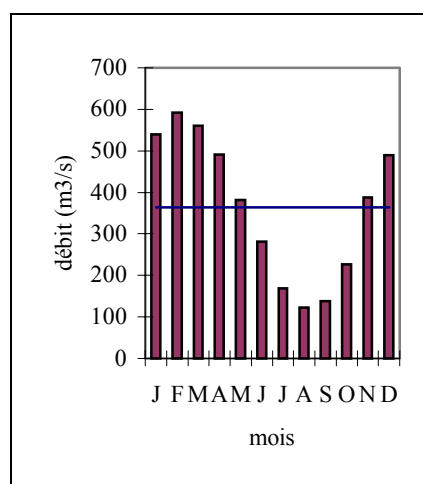


Figure 14 – Débits moyens mensuels et inter-annuels de la Loire à Blois (source : Agence de l'Eau Loire-Bretagne, 1995)

4.2.2.2.2 Historique récent de l'occupation du sol et des usages

Bien que les avis divergent, la Loire, sur ce secteur a fait l'objet d'endiguements à partir du XIV^e ou du XV^e siècle aussi bien pour limiter les conséquences des crues dévastatrices que pour établir des voies de communication et des installations portuaires pour la navigation. Au XIX^e siècle, le cours oriental de la Loire a fait l'objet d'aménagements systématiques afin de favoriser la navigation (ouvrages submersibles : barrages, duits, chevrettes, épis). Ces ouvrages sont à l'origine d'un début de chenalisation du fleuve (objectif recherché) déjà bien amorcé à la fin du XIX^e siècle (Bacchi, 2000 ; Bacchi *et al.*, 2001). Les extractions massives de matériaux dans le lit vif après la seconde guerre mondiale jusqu'à la fin de 1995 sont majoritairement responsables de l'incision de l'ordre de 1,5 m entre Amboise et Montlouis/Loire (Z. Gasowski, com. pers.).

4.2.2.3 Le site de Bréhémont

4.2.2.3.1 Caractéristiques générales

Bréhémont (fig. 15) est une petite commune rurale d'environ 700 habitants, située à une trentaine de kilomètres en aval de Tours, immédiatement en aval de Langeais. Il s'agit d'un ancien port marinier de la Loire qui a surtout pris de l'essor au XVIII^e siècle. Il s'agissait d'une plaque tournante du commerce du chanvre²⁵, des poires tapées²⁶, du vin d'Azay-le-Rideau (L.-M. Coyaud, Univ. Tours, com. pers.).

Au niveau de Bréhémont, l'épaisseur des alluvions modernes est très faible et le fleuve s'écoule sur des formations sédimentaires du Cénomani (Crétacé supérieur) : marnes ou sables (Gaultier, 2000). La dynamique sédimentaire est très active comme en témoigne l'évolution diachronique du site depuis 150 ans (fig. 17). Sur le plan géomorphologique et hydrographique, Bréhémont s'inscrit dans un site plus large appelé « Val Triple²⁷ » qui s'étend de Tours jusqu'aux environs d'Avoine-Bourgueil. Dans le lit endigué, large de 400 à 500 m, la Loire possède encore un

²⁵ Bréhémont fut qualifiée de « capitale du chanvre » (*Cannabis sativa* L.). La culture de ce dernier est attestée au début du XVIII^e siècle (Maillard, 1992), mais sa culture était déjà bien établie à l'époque. Si l'on fait le parallèle avec les données palynologiques sur des sites voisins comme Bourgueil (Visset *et al.*, 2000), il n'est pas improbable d'imaginer le début de la culture du chanvre aux alentours de l'an 1000.

²⁶ spécialité locale de poires desséchées consommées notamment par les mariniers.

²⁷ ainsi dénommé à cause des multiples niveaux de confluence du Cher et de l'Indre

style fluvial anastomosé. La pente du fleuve est d'environ 0,25 ‰. Toutefois, depuis 1848, la Loire tend vers la chenalisation, c'est-à-dire qu'elle a tendance à s'écouler dans un chenal unique, alors que dans le même temps, la sinuosité est plus marquée, compte tenu d'un déficit de la charge solide (Gaultier, 2000). Par ailleurs, le nombre, et plus particulièrement, la surface cumulée des îles ou des « formes stabilisées » ont augmenté. En revanche, depuis une quarantaine d'années au moins, à cause du comblement progressif des chenaux secondaires, les îles sont de moins en moins isolées et évoluent vers des francs-bords. Ce phénomène très courant en Loire tourangelles, amorcé par la mise en place des ouvrages de navigation au milieu du XIX^e siècle, s'est accéléré avec les conséquences des extractions de matériaux alluvionnaires et l'incision du lit vif de l'ordre de un mètre au niveau de Bréhémont. Les bras secondaires, moins actifs qu'auparavant sont occupés par les saulaies buissonnantes à *Salix triandra* L. emend. Ser., *Salix viminalis* L. et *Salix purpurea* L., puis par des saulaies-peupleraies arborescentes à *Populus nigra* L. dominant.

Comme sur les autres sites, les caractéristiques hydrologiques sont contrastées. Les données de la figure 16 constituent la synthèse de celles de Tours et de Savonnières (apports du Cher). Le débit minimum observé est de 39,3 m³/s en 1976 à La Chapelle-sur-Loire.

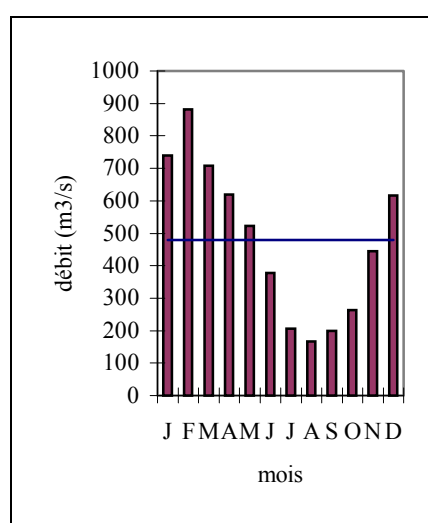


Figure 16 – Débits moyens mensuels et inter-annuels de la Loire à l'aval de la confluence avec le Cher (source : Agence de l'Eau Loire-Bretagne, 1995)

4.2.2.3.2 Historique récent de l'occupation du sol et des usages

Dans le val de Bréhémont, c'est incontestablement la culture du chanvre qui a le plus marqué l'usage du sol depuis 150 ans. Cette culture a très nettement façonné les paysages encore visibles aujourd'hui : organisation de l'habitat en petits hameaux, fosses de rouissage, four à chanvre, etc. Mais la culture du chanvre a commencé à décliner à partir des années 1850 (Gaultier, 2000) et la production s'est complètement éteinte en 1965 (F. Carré, Mairie de Bréhémont, com. pers.). Actuellement, la commune est relativement peu favorisée économiquement, même s'il subsiste encore des espaces arboricoles (vergers de pommes et poires) des cultures (céréales, tournesol), de l'élevage bovin (prairies pâturées et fauchées). En revanche, on note une croissance très importante des espaces alloués à la populiculture essentiellement depuis les années 1960, même si les premières plantations remontent aux années 1940 (S. Brosseau, com. pers.). Une synthèse de l'évolution de l'occupation du sol depuis 1850 est proposée (Cornier, 1997 ; Cornier *et al.*, 2000 ; cf. fig. 18).

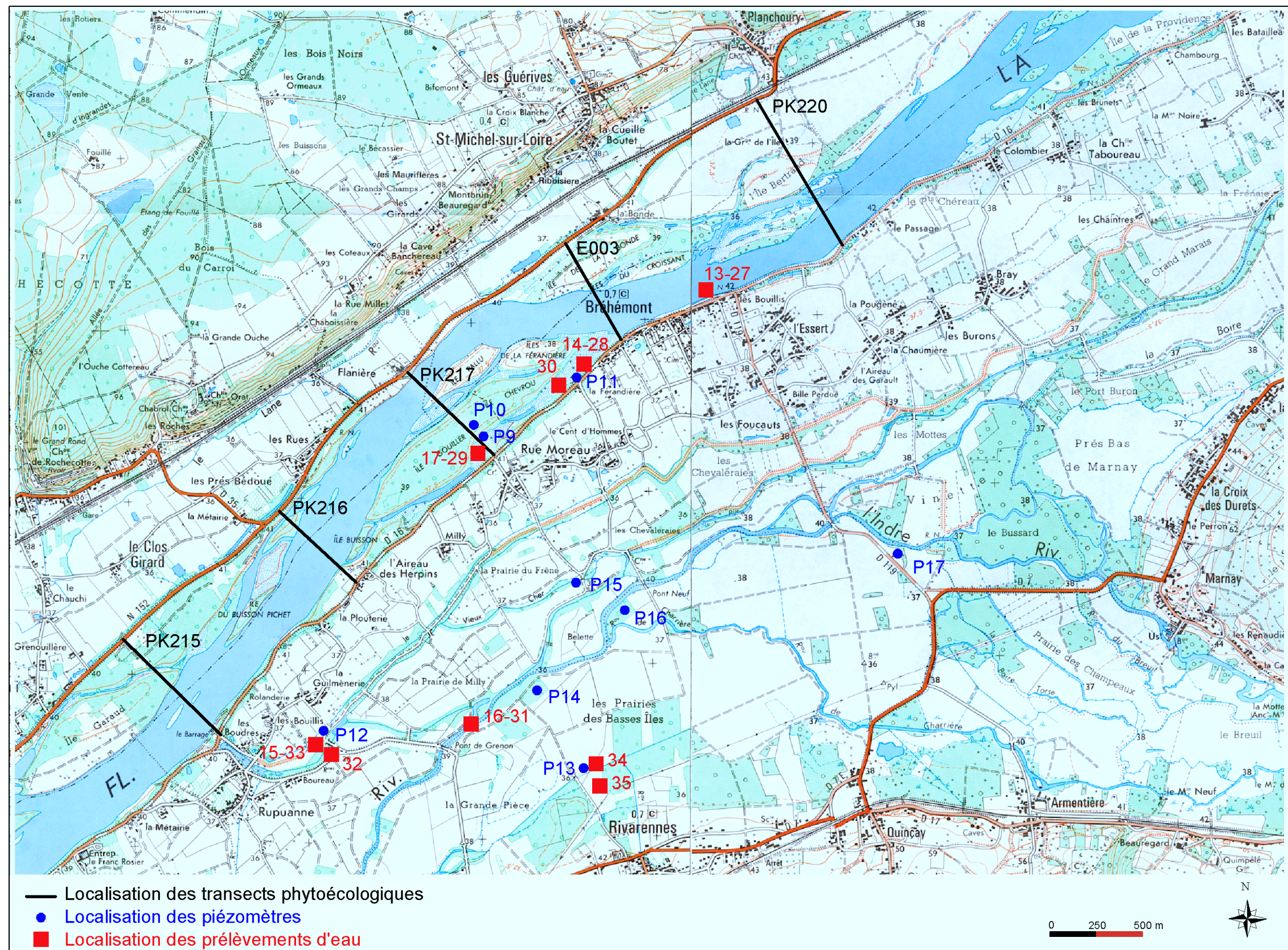


Figure 15 – Le site de Bréhémont (Indre-et-Loire) avec localisation des transects phytoécologiques, des piézomètres et des prélèvements d’eau (source : carte ©IGN à 1/25000)

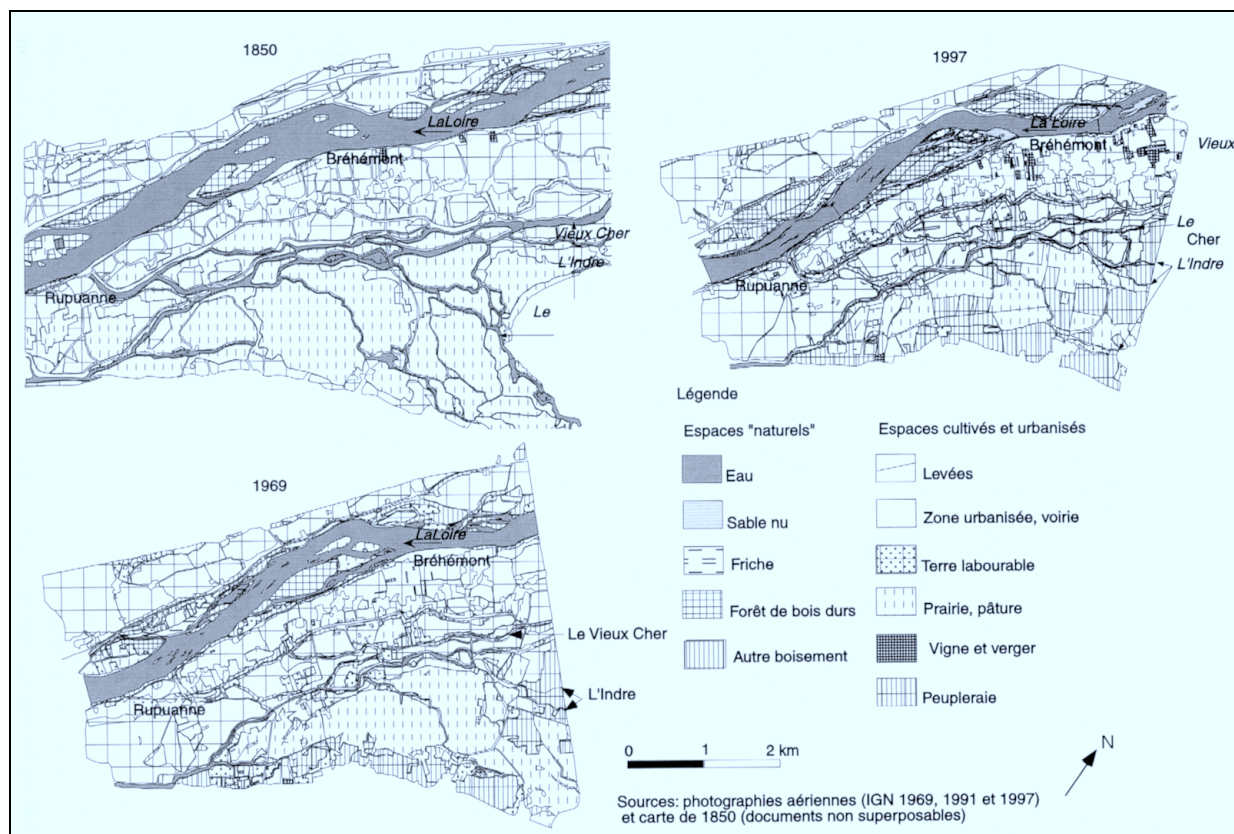


Figure 18 – Évolution de l'occupation du sol sur le site de Bréhémont dans le lit endigué et dans le val entre 1850 et 1997 (d'après Cornier *et al.*, 2000)

4.3 PROTOCOLES D'ECHANTILLONNAGE DE LA VEGETATION

4.3.1 STRATEGIE D'ECHANTILLONNAGE

Afin de parvenir aux objectifs fixés dans le cadre de cette étude, nous avons retenu une stratégie d'échantillonnage à la fois orientée et stratifiée. En effet, les sites étudiés ne relèvent pas du hasard et ils ont fait l'objet de prospections préalables. L'échantillonnage est également orienté dans la mesure où des transects ont été identifiés ; et c'est sur ces transects que la majorité des relevés phytocologiques ont été réalisés. Les paramètres pris en compte dans le cadre de la stratification paraissent évidents après les investigations qui ont été menées antérieurement :

- formations végétales, physionomie de la végétation à différentes échelles,
- espèces dominantes,
- topographie,
- gradient hydrique, durée/fréquence de submersion,
- autres gradients écologiques (pente, éloignement par rapport aux chenaux, etc.).

Une fois désignées les zones sur lesquelles devaient porter les relevés, ces derniers ont été réalisés en respectant les protocoles désignés dans le paragraphe suivant.

4.3.2 RELEVES PHYTOECOLOGIQUES

Les relevés phytoécologiques sont réalisés selon la méthode phytosociologique sigmatiste (Braun-Blanquet *et al.*, 1952 ; Guinochet, 1973 ; Bournérias, 1984 ; Lahondère, 1997), qui consiste à réaliser les relevés sur une aire minimale physionomiquement et floristiquement homogène, en notant le recouvrement de chacune des espèces.

4.3.2.1 Objets floristiques étudiés

La réalisation des listes d'espèces doit être faite afin d'essayer de ne négliger aucune espèce. Toutefois, il faut mentionner que l'exécution d'un relevé correspond à un échantillonnage dirigé en fonction des connaissances systématiques et de l'intérêt de l'observateur (Guinochet, 1973). Les « objets floristiques » étudiés ici sont les végétaux vasculaires. Compte tenu de nos compétences limitées concernant la systématique des Bryophytes, des Lichens, des Algues ou des Champignons, ceux-ci n'ont pas fait l'objet d'investigations particulières. En effet, inventorier les espèces banales de Cryptogames (en dehors des Ptéridophytes), parce qu'on n'en connaît pas d'autres, revêt un intérêt plus que limité. D'autre part, pour la Loire, seules les végétations de plantes vasculaires sont suffisamment répandues pour autoriser une étude globale du fonctionnement des communautés végétales.

4.3.2.2 Caractérisation et délimitation de la surface des relevés

4.3.2.2.1 Homogénéité physionomique

La physionomie de la végétation est caractérisée par le type de formation végétale que l'on souhaite considérer. En s'en tenant à une terminologie du langage commun, on peut considérer les formations végétales suivantes : forêt, marais, lande, prairie, etc. La physionomie de la végétation englobe également les notions de structure et de stratification. La structure caractérise la répartition et l'agencement des plantes selon le plan horizontal (exprimé par les notions de recouvrement, abondance-dominance, sociabilité, mosaïque) ou vertical (stratification). La stratification permet de distinguer diverses strates de végétation : arborescente, arbustive, herbacée, et le cas échéant, une strate cryptogamique ou bryophytique. Dans la littérature (Bournérias, 1984 ; Delpech *et al.*, 1985 ; Lahondère, 1997), on considère généralement la hauteur de 7 m comme la limite entre la strate arborescente et la strate arbustive. Les différents travaux de G. Pautou sur le Rhône et nos propres observations sur les forêts alluviales de la Loire nous invitent, dans la grande majorité des cas, à considérer la limite entre la strate arborescente et la strate arbustive à une hauteur plus proche de 5 m. D'autre part, nous serons amenés à considérer, une seule strate arborescente et une seule strate arbustive, pour les raisons suivantes :

- une richesse relativement plus faible en espèces ligneuses des forêts alluviales ligériennes, en comparaison avec des fleuves comme le Rhin (Schnitzler, 1996) ou le Rhône (Pautou & Wuillot, 1989),
- une relative jeunesse des forêts alluviales de la Loire qui atteignent ou dépassent rarement le siècle, compte tenu de leur exploitation et de leur mode de gestion passé et actuel.

Ces raisons expliquent nécessairement une complexité moindre dans la stratification.

4.3.2.2.2 Homogénéité floristique

L'homogénéité floristique est primordiale lorsqu'on réalise un relevé. Il est indispensable que le relevé soit effectué sur une surface dont la composition floristique n'est pas entrecoupée

d'hétérogénéités majeures ou dont la surface comporte un gradient écologique évident, et une variation significative de la répartition spatiale des espèces (fig. 19).

L'homogénéité floristique dépend également de l'échelle à laquelle on se réfère. En effet, si l'on considère une surface réduite, on pourra voir apparaître une ou des hétérogénéités dans la composition floristique du relevé (qui par ailleurs peut être de surface inférieure à l'aire minimale). Mais si l'on considère une surface beaucoup plus grande et que les hétérogénéités se répètent de façon homogène à l'intérieur de cette surface, on pourra néanmoins considérer que l'homogénéité floristique est réalisée à grande échelle (fig. 20). Toutefois, les hétérogénéités ne doivent pas constituer en soi des communautés végétales à part entière.

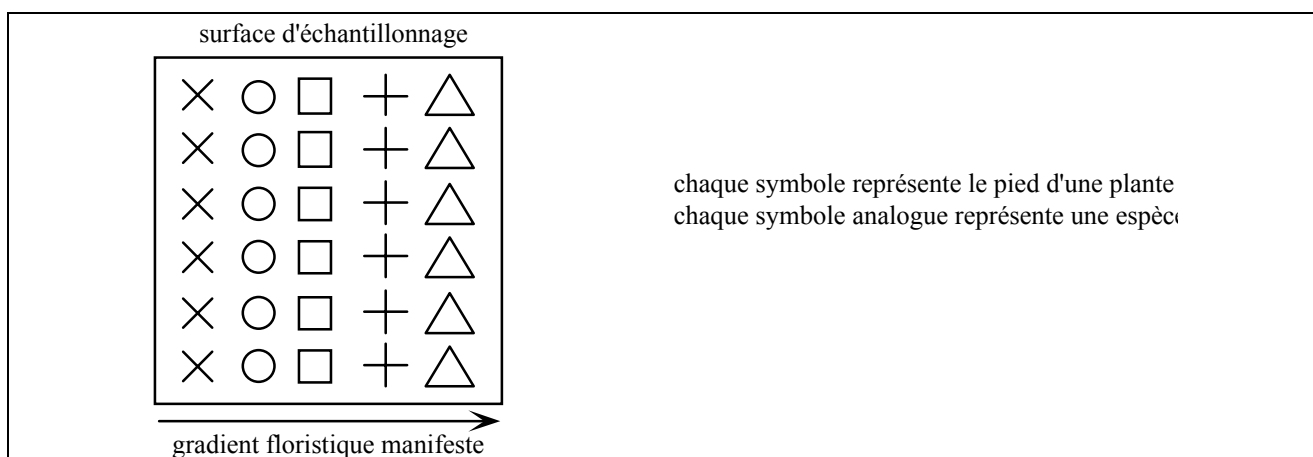


Figure 19 – Mise en évidence d'une surface hétérogène par l'existence d'un gradient floristique

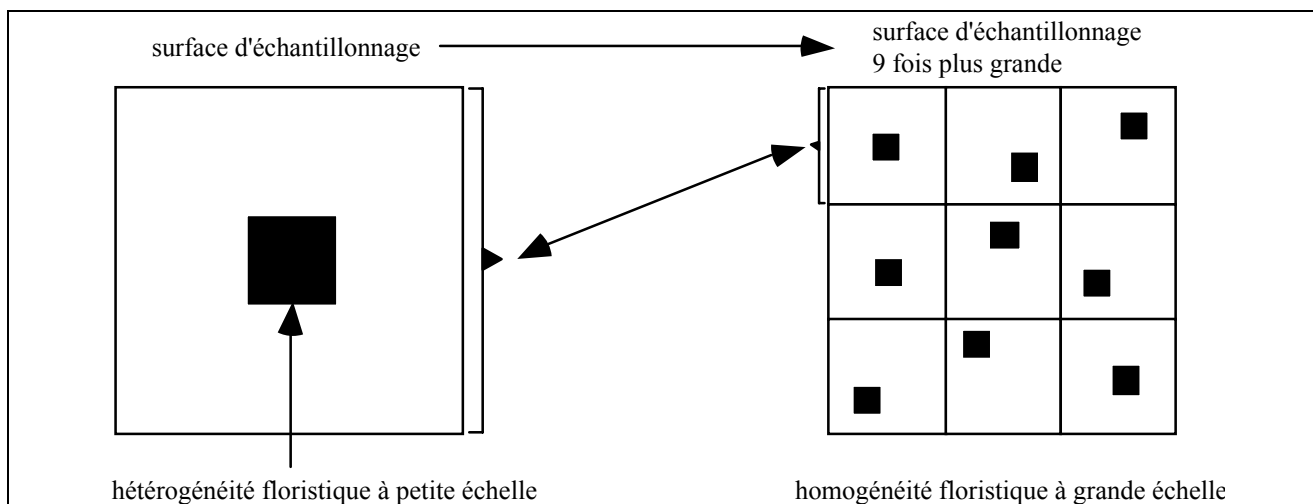


Figure 20 – Homogénéité floristique en fonction de l'échelle d'observation

4.3.2.2.3 Homogénéité dans le temps

L'homogénéité physionomique et floristique ne doit pas être considérée uniquement dans l'espace. Il est également nécessaire de l'appréhender dans le temps. En effet, la composition floristique « apparente » sur la surface d'un relevé donné évolue avec le temps (fig. 21). Si, pour le mois X, la surface du relevé paraît homogène, il se peut qu'au mois X+2, on voit apparaître une zone d'hétérogénéité physionomique ou floristique et au mois X+4, une autre hétérogénéité. Il n'est pas apparu nécessaire de restreindre *a posteriori* la surface du relevé afin d'exclure ces zones

éventuelles d'hétérogénéités, afin de ne pas exclure certaines espèces ou synusies aptes à caractériser de manière décisive certains groupements. Par exemple, la synusie hivernale de *Galanthus nivalis* L. (Perce-neige) est tout à fait caractéristique des forêts de bois durs ligériennes.

Cette remarque sur l'évolution diachronique de la composition floristique des relevés appelle deux commentaires.

On peut considérer que les hétérogénéités qui apparaissent dans la surface d'un relevé (donc d'un groupement végétal défini) correspondent à l'apparition d'espèces «édificatrices» du groupement végétal qui succède au précédent. En même temps, peuvent se faire jour des hétérogénéités liées à la régression ou à la disparition d'espèces relictuelles d'un groupement situé plus en amont d'une succession végétale donnée (Diquelou, 1997). Tout cela est valable lorsqu'on considère les successions végétales selon des trajectoires dynamiques ou des séries dynamiques identifiées et sur plusieurs années.

En revanche, il en va autrement pour les groupements végétaux soumis à des stress importants ou plus encore à des perturbations liées à la dynamique fluviale (au sens de Grime, 1979). En effet, chacun connaît l'importance des remaniements d'habitats des grèves et des berges de la Loire. Cela peut se traduire par des remises en cause permanentes de l'ordre des choses lorsqu'on aborde les problèmes de successions végétales. Cela est particulièrement vrai lorsqu'on considère les végétations thérophytiques telles que le *Nanocyperion flavescentis* ou le *Chenopodion rubri* ou d'autres communautés de plantes annuelles des grèves ou des bancs sableux. Mais le phénomène reste vrai pour beaucoup de groupements du lit mineur (au sens phytoécologique du terme, voir plus loin), et en particulier au niveau des annexes hydrauliques. Ainsi, on peut voir succéder un groupement du *Chenopodion* à un *Nanocyperion* initial après un léger assèchement ou une minéralisation partielle de la matière organique. L'affaire est encore plus délicate si l'on considère les végétations de haut de berges au niveau de certaines annexes hydrauliques. A des communautés herbacées hygrophiles à mésohygrophiles de printemps peuvent succéder des communautés beaucoup plus xérophiles en fin d'été (Morielle *et al.*, 1998). Ce phénomène est facilité par la large amplitude de variation de la ligne d'eau entre les eaux de printemps et l'étiage et par la présence d'un substrat globalement sableux et drainant.

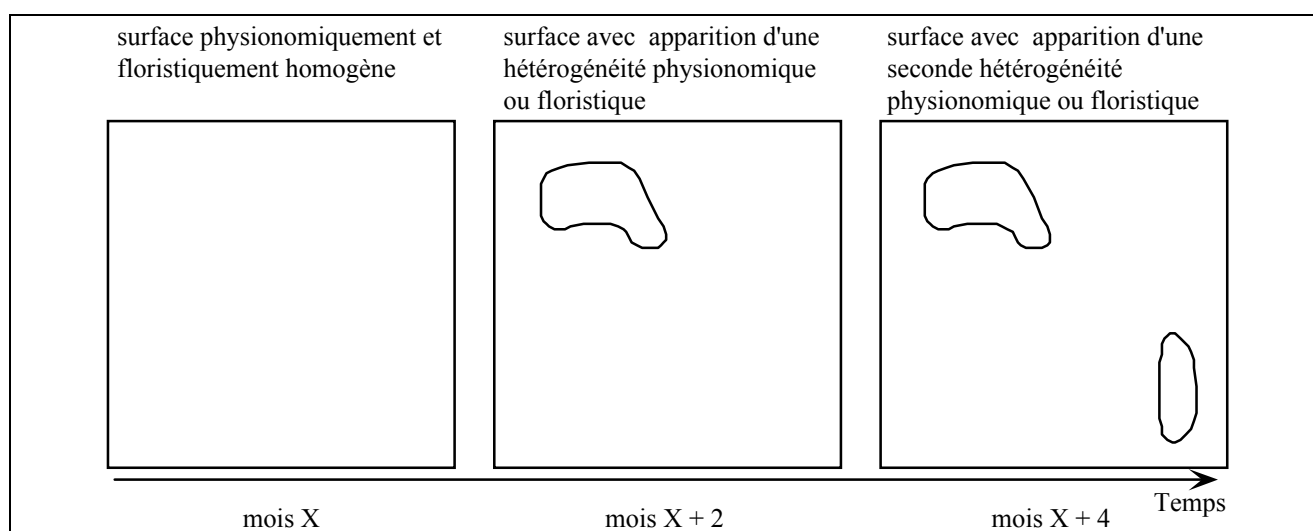


Figure 21 – Hétérogénéité floristique dans le temps

4.3.2.2.4 Aire minimale

Les relevés phytosociologiques sont réalisés sur une aire minimale homogène (voir paragraphes précédents). Sur une surface homogène, l'aire minimale représente la surface minimale à partir de laquelle le nombre d'espèces recensées n'augmente plus. Afin de faciliter le travail et d'aboutir à une meilleure homogénéité des données, on réalise les relevés sur des surfaces supérieures à l'aire minimale, en général de 20 à 100 m² pour les formations prairiales ou herbacées et de 200 à 400 m² pour les formations boisées. Mais on peut sortir de ces limites en fonction des conditions de terrain. La forme du relevé est en règle générale un carré, ou bien un rectangle pour respecter à la fois les conditions d'homogénéité, d'aire minimale et les conditions stationnelles du terrain.

4.3.2.3 Recouvrement

Le recouvrement de chacune des espèces présentes dans le relevé est estimé par l'abondance-dominance (Braun-Blanquet *et al.*, 1952). On affecte un coefficient d'abondance-dominance pour toutes les espèces et dans les trois strates de végétation :

- 5 : plantes recouvrant plus de 75 % de la surface du relevé (espèce dominante),
- 4 : plantes recouvrant de 50 à 75 % de la surface du relevé,
- 3 : plantes recouvrant de 25 à 50 % de la surface du relevé,
- 2 : plantes recouvrant moins de 25 % de la surface du relevé,
- 1 : plantes recouvrant une faible surface du relevé (< 5 %), mais encore abondante,
- + : plantes recouvrant une faible surface du relevé (< 5 %), et disséminée.

Dans le cadre de notre travail, nous n'avons pas pris en compte la sociabilité, autrement dit la faculté des espèces à se regrouper en peuplements plus ou moins denses. On peut en effet considérer que ce paramètre apporte une information essentiellement descriptive et qu'il n'est pas fondamental pour la caractérisation des communautés végétales. De plus, il s'agit d'un paramètre empreint d'une certaine subjectivité. Enfin, il n'apporte pas d'information complémentaire notable dans le cadre des analyses multivariées, même s'il a été imaginé des indices hybrides prenant en compte à la fois l'abondance-dominance et la sociabilité (Castella & Amoros, 1986).

4.3.3 TRANSECTS PHYTOÉCOLOGIQUES

Les transects phytoécologiques, basés sur des profils en travers topographiques (voir ci-après) ont pour objectifs de visualiser :

- la répartition des communautés végétales sur une coupe transversale du lit endigué ou de la plaine alluviale (position par rapport aux structures géomorphologiques, éloignement vis-à-vis du chenal principal, etc.),
- la disposition des communautés végétales en fonction de l'altitude relative et des lignes d'eau.

Sur les transects, on réalise des relevés phytoécologiques à chaque changement de groupement. Les limites des relevés sont précisément repérées sur le transect. L'intérêt majeur de cette méthode réside dans le fait que ces relevés sont bien repérés dans l'espace (en cote en particulier), ce qui permettra par la suite de les caractériser en fonction de leur inondabilité. En outre, les repérages

effectués pourront permettre, par la suite, d'étudier l'évolution de la végétation dans le temps dans la mesure où l'on disposera d'un état de référence qualitatif et quantitatif.

4.3.4 PROFILS D'ARCHITECTURE FORESTIERE

L'étude des successions forestières peut être déduite grâce à l'observation sur plusieurs années de différents états d'évolution et grâce aux connaissances acquises en phytosociologie. Néanmoins, il s'avère qu'une méthode d'analyse plus fine est nécessaire pour étudier les processus de successions et la sylvigénèse au sein de ces forêts. Pour cela, la méthode architecturale (Oldeman, 1974 ; Hallé *et al.* ; 1978 ; Oldeman, 1990 ; Rossignol *et al.*, 1998) a montré ses atouts. Le protocole des mesures pratiquées sur le terrain est rappelé en annexe 9-A.

4.3.4.1 Quelques bases de l'école architecturale

L'exploration de la complexité forestière est abordée en hiérarchisant les niveaux d'organisation de l'écosystème, présentés sous forme de sous-systèmes interactifs et emboîtés. Ces concepts suivent les grandes lignes de l'écologie fondamentale actuelle, qui considèrent qu'à partir des échanges multidirectionnels entre sous-systèmes hiérarchisés naissent des propriétés nouvelles propres aux niveaux hiérarchiques supérieurs.

A la base de ces concepts se trouve le modèle architectural héréditaire. Reconnaître et comprendre les formes héréditaires des végétaux constituent les premières étapes de l'analyse. Les modes de construction héréditaire des plantes (soit leur architecture) sont issus d'un programme complexe de croissance ou de latence des méristèmes. L'objet des études architecturales est de comprendre ces programmes en dehors de toute contrainte du milieu. On définit ainsi, pour chaque espèce, un « modèle architectural ». A ce jour, 23 modèles architecturaux pour les arbres ont ainsi été définis dans le monde. Certains de ces modèles s'appliquent aux buissons. Trois d'entre eux (nommés Troll, Rauh et Massart) sont particulièrement fréquents dans l'hémisphère boréal. A ces modèles s'ajoutent les divers types de réitération²⁸, qui permettent une certaine plasticité de l'arbre dans son environnement.

Les formes architecturales des arbres, qui se modifient en fonction des contraintes environnementales, structurent l'organisation spatiale et temporelle de la forêt. Du fait de la complexité d'une telle organisation, Oldeman (1990) propose de considérer l'écosystème à différents niveaux hiérarchiques, emboîtés et interactifs. Le système-forêt est ainsi découpé en trois niveaux : l'éco-unité²⁹ (unité de base de l'analyse), l'éco-mosaïque³⁰ et l'éco-complexe³¹.

L'environnement immédiat de l'arbre est l'éco-unité. Ce terme est synonyme ou résulte d'un chablis ou d'une trouée. Les dimensions spatiales de l'éco-unité dépendent bien entendu du nombre et des dimensions des arbres tombés à terre, pouvant varier de la surface dégagée par la couronne d'un grand arbre à quelques hectares. Mais le terme éco-unité apporte plus d'information que celui de chablis, car il inclut aussi une dimension temporelle. L'éco-unité a une durée de vie déterminée. Elle naît, mûrit, vieillit et meurt. Au cours de sa vie, les arbres qui la constituent se développent en fonction de leurs relations de voisinage. La proximité d'arbres voisins détermine les quantités d'eau, de lumière et de nutriments dont disposent chaque arbre. Ces relations déterminent le

²⁸ La réitération est un processus d'ajustement architectural de la plante face aux traumatismes ou aux conditions supraoptimales, qui s'enclenche par stimulation de méristèmes restés jusque-là latents.

²⁹ Elle inclut une palette complexe de types forestiers, dont les bois tendres et les bois durs. Mais chacune de ces formations inclut plusieurs éco-unités conjointes et fortement interactives.

³⁰ Elle peut être considéré au niveau du secteur hydro-géomorphologique.

³¹ Ce terme reprend celui utilisé en écologie du paysage : il correspond au corridor fluvial.

positionnement social de chaque individu dans l'éco-unité, soit son « statut social » : « arbre potentiel », « arbre du présent », « arbre du passé ».

Les arbres dits potentiels privilégient dans un premier temps la croissance en hauteur plutôt que l'expansion de la couronne, afin d'atteindre au plus vite leur hauteur maximale. Ils sont particulièrement nombreux dans les éco-unités jeunes. Leur grand nombre explique que la plupart d'entre eux soient opprimés. Certains peuvent en mourir, d'autres restent en attente de conditions meilleures. Les plus vigoureux atteignent la voûte forestière. Profitant de bonnes conditions de luminosité, ils développent alors leur couronne et leurs racines en multipliant les réitérations, ce qui leur permet d'améliorer leur capacité de photosynthèse et de prélèvement des minéraux et de l'eau par les racines. Il en résulte un ralentissement de la croissance de l'arbre aux dépens d'un accroissement en diamètre, ce afin d'augmenter les flux de sève. Ces arbres changent alors de statut social, devenant des « arbres du présent ». Ils oppriment à leur tour les arbres restés à l'état potentiel, qui ne pourront se développer qu'entre les espaces qui séparent les plus grands arbres, et qui correspondent aux niches les moins favorables. Les arbres potentiels ne sont donc pas forcément plus jeunes que les « arbres du présent », s'ils ont la capacité de rester longtemps opprimés. Les arbres du présent sont nombreux dans les éco-unités matures. Ils peuvent occuper différentes hauteurs dans l'éco-unité et y rester des siècles, si leur durée de vie est héréditairement longue. Quand leur volume total se stabilise, ce sont eux seuls qui stratifient durablement l'architecture de l'éco-unité. Les strates formées par les arbres du présent, qui deviennent les plus nombreuses dans les éco-unités matures ou vieillissantes, forment « des ensembles structuraux ». Cette conception diffère de celle d'autres concepts de recherches forestières, qui définissent la stratification en fonction de fourchettes de hauteurs arbitraires. L'arbre du présent finit par vieillir, changeant à nouveau de statut social, devenant un arbre du passé. Le vieillissement se manifeste par une diminution progressive des capacités de réitération et donc de sa flexibilité, parce que la production de méristèmes ou l'activité du cambium ralentissent. Les trouées générées par la chute de branches ou par la mort d'arbres voisins seront donc remplies par des arbres potentiels, qui finiront par l'éliminer. Mais d'autres événements peuvent accélérer la transformation, comme leur sensibilité de plus en plus grande aux agents pathogènes et aux perturbations (vent, inondation, graphiose de l'orme). Les arbres du passé sont très nombreux dans les phases âgées des éco-unités.

Les mesures des dimensions de l'arbre (hauteur totale H , hauteur sous le houppier h , soit la longueur libre du tronc avant les premières branches maîtresses, profondeur et forme générale de la couronne, diamètre du tronc à 1,30 m) sont considérées comme d'excellents outils de quantification du budget énergétique. La hauteur libre du tronc, h , sert en particulier à déterminer le « point d'inversion morphologique » (point de départ des branches maîtresses les plus basses). Ce point dépend des conditions que rencontre l'arbre au cours de sa maturation. Plus les conditions lui sont hospitalières, plus il est bas. Il reste ensuite stable lorsque l'arbre potentiel devient un arbre du présent et entre dans une intense phase de réitération dans sa couronne, puis finit par se déplacer vers le haut lorsque l'arbre devient un arbre du passé et commence à perdre ses branches.

Le niveau hiérarchique immédiatement supérieur, l'éco-mosaïque, inclut tous les types d'éco-unités qui puissent être générées par le régime des perturbations (ici le régime hydrologique). Une éco-mosaïque se définit donc par ses éco-unités, alors que ces dernières se définissent par les arbres.

Enfin, au-delà de l'éco-mosaïque, se trouve l'éco-complexe qui inclut l'ensemble des éco-mosaïques d'un même site biogéographique et leurs relations avec les conditions abiotiques.

Peu de données ont été collectées et d'études ont été réalisées sur l'architecture des plantes en milieu alluvial (Walter, 1979 ; Koop, 1987) et restent assez succinctes. Le premier auteur met l'accent sur la relative pauvreté en modèles architecturaux dans la forêt rhénane, qui contraste avec les niveaux élevés de biodiversité. Il recense 18 espèces suivant le modèle de Troll (*Tilia*, *Ulmus*, *Corylus*), 8 de Champagnat (*Sambucus*, *Rosa*, *Rubus*, *Berberis*, *Lonicera*), 4 de Scarrone

(*Viburnum*, *Ligustrum*), 3 de Massart (*Rhamnus*, *Malus*), 1 de Fagerlind (*Cornus*). Ces modèles sont ceux sélectionnés par les rigueurs climatiques de l'hémisphère nord.

4.3.4.2 Sylvigénèse des forêts alluviales dans le cadre ligérien

Le terme de sylvigénèse regroupe les processus de développement des éco-unités et les interactions biologiques qui les lient dans le temps et l'espace. Un deuxième terme est celui de sub-succession par opposition à la succession, ici considérée à l'échelle hiérarchique supérieure, l'éco-mosaïque. Ces concepts sont différents de la phytosociologie, qui décrit les successions au niveau des associations végétales, qui peuvent réunir plusieurs types d'éco-unités. Par ailleurs, la mosaïque spatiale des associations forestières alluviales est très souvent liée aux gradients écologiques alors qu'elle est également liée à un facteur temps. Ces divergences sont dues au fait que les deux processus de succession et de zonation sont inextricablement liés en milieu alluvial (Ellenberg, 1988 ; Schnitzler, 1996).

Dans les secteurs dynamiques régulièrement balayés par les inondations, les éco-unités pionnières dites à bois tendres colonisent le plus souvent les dépôts de sédiments fraîchement déposés par les inondations, dont elles épousent la forme et la dimension de départ. Ces jeunes forêts sont parfois responsables de l'allongement et de la stabilité des îles. Les éco-unités à bois tendres sont toujours de dimensions conséquentes (en contexte forestier), car la germination des semis nécessite un bilan radiatif très élevé. La prédominance des *Salicaceae* et des *Betulaceae*³² tient à la très grande abondance de graines dispersées au moment des périodes de retrait des inondations, alliée à leurs capacités de germination et croissance très rapides. Une fois en place, les « brosses » de jeunes arbres ou buissons monopolisent rapidement les ressources locales. Dans les secteurs très actifs du lit de la Loire, elles se développent à partir de *Salicaceae* buissonnantes (*Salicetum triandro-viminalis*, *Salicetum purpureae*) : *Salix triandra* L. emend. Ser., *Salix viminalis* L., *Salix purpurea* L., accompagnées de hautes herbes comme *Phalaris arundinacea* L.. Dans les chenaux en voie d'atterrissement, soumis à des battements de nappe plus faibles (dans les vals notamment), mais aux sols plus hydromorphes, d'autres espèces s'implantent : *Salix acuminata* Miller, *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn., plus rarement, *Salix cinerea* L.. Les règles d'établissement de ces espèces dans les sites neufs sont liées aux gradients écologiques des substrats (pH, teneur en calcaire, texture) et de la dynamique fluviale (niveaux d'énergie cinétique, profondeurs de la nappe). Dans les grandes plaines fluviales, les vicariances et les hybridations dans les écotones sont parfois spectaculaires, des lits majeurs des grands fleuves et à leurs affluents, et le long du corridor fluvial.

Les saulaies-peupleraies arborescentes à *Salix alba* L., *Salix x rubens* Schrank, ou plus rarement, *Salix fragilis* L. colonisent des sites un peu moins dynamiques, tout de suite derrière les saulaies buissonnantes. Ces espèces sont très souvent accompagnées de *Populus nigra* L. Parmi les herbacées, se trouvent également de hautes herbes comme *Phalaris arundinacea* L., *Carex acutiformis* Ehrh., *Carex riparia* Curtis, *Lythrum salicaria* L., etc. Ces forêts forment une architecture simple dominée par deux strates si elles atteignent la maturité. Elles sont relativement pauvres en lianes en raison de la compétition racinaire avec les hautes herbes, voire les petits arbres (Schnitzler, 1993).

La longévité des éco-unités à bois tendres est étroitement liée à l'intensité et à la fréquence des inondations. Celles qui évoluent dans les parties les plus instables du lit ont une vie courte (5 à 10 ans), car elles sont régulièrement détruites par des inondations à haute énergie cinétique. De telles éco-unités ne dépassent donc guère les premières phases de maturité (phases de jeunesse et

³² Cette famille n'est quasiment pas représentée dans le lit de la Loire sur le secteur étudié, à l'exception d'*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. dans les vals.

d'adolescence). En situation moins perturbée, les saulaies vivent quelques décennies avant d'être détruites à nouveau. Elles peuvent atteindre une phase plus avancée de maturité, mais sont incapables de se reproduire. Elles sont soit détruites par les eaux, soit elles évoluent après la mort des saules dominants et l'implantation d'essences à bois dur. Dans ces sites, les éco-unités à bois tendre pionnières ont donc la possibilité d'accomplir leur cycle de développement complet, de la jeunesse à la mort. L'implantation des bois durs peut être toutefois ralentie par la croissance vigoureuse des hautes herbes héliophiles (*Urtica dioica* L., *Phalaris arundinacea* L.³³, *Aster lanceolatus* Willd.), et de petits arbres (*Cornus sanguinea* L., *Prunus spinosa* L., *Sambucus nigra* L., etc.). Mais grâce à des moyens d'exploration du milieu plus efficaces que les herbes et les *Salicaceae* et une grande capacité à germer en situation d'ombre légère ; les bois durs (successeurs précoces) finissent par dominer dans la canopée et les sous-étages : *Fraxinus angustifolia* Vahl., *Ulmus* sp. plur..

L'évolution des bois tendres vers les bois durs s'observe dans les secteurs en anastomoses ainsi que dans les secteurs aval à grands méandres, mais les vitesses sont différentes. On constate une augmentation des durées de développement vers l'aval, en relation avec les différences de tolérance à la submersion.

4.4 PRISE EN COMPTE DES PARAMETRES ABIOTIQUES

4.4.1 ANALYSE DES SUBSTRATS

4.4.1.1 Prélèvements

Chaque substrat analysé fait l'objet d'une description visuelle sommaire à l'aide d'une tarière pédologique selon les principes retenus par Baize & Jabiol (1995).

Les prélèvements de substrat sont effectués à la tarière pédologique. On réalise un échantillon moyen sur la carotte de prélèvement à chaque changement significatif dans la texture et la structure du substrat. On effectue également des prélèvements différenciés afin d'évaluer les variations physico-chimique du substrat en fonction de la profondeur. La profondeur des carottes n'est pas fixée a priori ; elle varie en fonction des communautés végétales concernées et du substrat rencontré. Elle tient compte de la position de la nappe phréatique (notamment lors du prélèvement) et de l'épaisseur de substrat potentiellement exploré par la rhizosphère.

4.4.1.2 Paramètres analysés

Les échantillons prélevés ont ensuite été analysés en laboratoire (Laboratoire de Touraine). Les paramètres physico-chimiques prépondérants étudiés sont détaillés ci-après.

4.4.1.2.1 Composition granulométrique

Dans un hydrosystème actif et compartimenté comme la Loire, la composition granulométrique (texture ou granularité) du substrat est essentielle pour expliquer la répartition spatiale des communautés végétales. Les fractions (ou classes) granulométriques sont celles qui sont usitées

³³ A propos de *Phalaris arundinacea* L., signalons ses hautes capacités de colonisation des espaces balayés par les crues, sa vitesse de développement et finalement, sa large amplitude écologique au sein de la plaine alluviale (Conchou, 1987 ; Conchou & Pautou, 1987)

classiquement et qui font l'objet d'une norme internationale. Après « préparation » de l'échantillon (séchage, élimination des cailloux et graviers selon la norme NF X31-101), la fraction résultante est tamisée (tab. 10). Les éléments grossiers et la terre fine ont leur fraction exprimée indépendamment (norme NF X31-107).

	Désignation des fractions	Taille
Préparation de l'échantillon : éléments grossiers	cailloux	2 à 20 cm
	graviers	2 à 20 mm
Fractions tamisées : « terre fine »	sables grossiers	0,2 à 2 mm
	sables fins	50 µm à 0,2 mm
	limons grossiers	20 à 50 µm
	limons fins	2 à 20 µm
	argile	< 2 µm

Tableau 10 – Désignation des fractions et des tailles granulométriques

4.4.1.2 Les autres paramètres analysés

Les autres paramètres analysés sont mentionnés dans le tableau 11.

La mesure du pH permet d'évaluer de façon globale le gradient trophique du substrat (Rameau *et. al.*, 1989). L'analyse du calcaire actif est complémentaire, elle permet de juger du caractère calcicole ou calcifuge de la végétation.

Les éléments nutritifs (à base de carbone, azote, phosphore, potassium, calcium et magnésium) permettent de juger de la richesse plus ou moins importante des substrats rencontrés et des phénomènes éventuels de carence.

Paramètres	Normes d'analyse
pH dans l'eau	ISO 10390
calcaire actif	AFNOR X31-106
calcium et le magnésium : CaO et MgO échangeables	AFNOR X31-108
orthophosphates assimilables (P ₂ O ₅), méthode Joret Hebert	AFNOR X31-161
potassium : K ₂ O échangeable	AFNOR X31-108
fer échangeable	nc
azote : ammoniacal (NH ₄ ⁺), nitrique (NO ₃ ⁻), total	nc
matière organique, carbone organique total, rapport C/N	nc

Tableau 11 – Désignation des autres paramètres physico-chimiques analysés

4.4.1.3 Types d'analyses pratiquées

Les analyses réalisées sont de deux types :

- le premier type avec l'ensemble des paramètres cités plus hauts : seuls les horizons de surface ont fait l'objet de telles analyses ;
- le second type, limité à la composition granulométrique, au pH, au calcaire actif et à la matière organique ; ce choix a été instauré pour des raisons évidentes de budget, mais également par le fait que sur un système fluvial comme la Loire (en particulier sur le cours moyen), les nutriments semblent rarement être un facteur limitant et les différences dans

les teneurs observées dans les substrats ne discriminent pas de façon significative les communautés végétales (G. Pautou, com. pers.).

4.4.2 TOPOGRAPHIE

L'étude de la topographie est essentielle lorsqu'on considère un hydrosystème. Les variations d'altitude, même très faibles engendrent un éloignement similaire par rapport à la nappe d'eau (libre ou souterraine) et conditionnent largement l'alimentation en eau des substrats et des systèmes racinaires des plantes.

Nous nous sommes attachés à utiliser, autant que possible, les données existantes. Il s'agit, pour une large part, des profils en travers réalisés dans le cadre de la modélisation hydraulique de la Loire en 1995 et 1996. Pour l'étude des communautés vivaces, ces données topographiques sont suffisantes dans la plupart des cas, même si elles sont âgées de 4 à 5 ans. En revanche, les données « vieillissent » très vite si l'on considère des espaces alluviaux soumis à une dynamique fluviale intense (érosions, dépôts sédimentaires) et en particulier lorsqu'on s'intéresse à la végétation des grèves. Dans ces cas là, il peut être utile de réaliser une topographie complémentaire.

Lorsque les données topographiques sont inexistantes ou localement insuffisantes, on acquiert les données manquantes au théodolite ou au niveau de chantier, en se référant aux bornes de l'Institut Géographique National.

Dans tous les cas de figure, les données en cote altitudinale sont fournies en système IGN 69 (NGF).

4.4.3 FACTEUR HYDRIQUE

Ce facteur est envisagé ici essentiellement sur le plan quantitatif (alimentation en eau de surface, position de la nappe souterraine). Néanmoins une approche ponctuelle sur le plan qualitatif (caractéristiques physico-chimiques) est ensuite proposée.

4.4.3.1 Présentation

4.4.3.1.1 *Les effets de la submersion sur les sols et les plantes*

Les sols engorgés sont pauvres en oxygène. L'oxygène diffuse 10000 fois plus lentement dans les sols engorgés d'eau que dans un sol aux pores remplis d'air. Or, l'absorption d'eau par les racines est un processus nécessitant de l'oxygène. Sans un pourcentage d'oxygène suffisant, la plante souffre de sécheresse physiologique en dépit d'un excès d'humidité dans le sol. Dans le lit endigué (mais il en va autrement dans les vals inondables), les sables de la Loire permettent une bonne oxygénation.

La résistance des plantes³⁴ à la submersion passe aussi par la croissance de racines adventices, poussant juste en dessous de la surface de l'eau, phénomène fréquent chez les *Salicaceae*, et par l'hypertrophie du tronc. L'ensemble de ces mécanismes a pour but d'augmenter la quantité d'oxygène circulant dans la plante. Dans le lit endigué de la Loire, le développement de racines adventices « aériennes » n'est pas toujours visible dans la mesure où les fluctuations du plan d'eau

³⁴ Les plantes herbacées strictement aquatiques (hydrophytes, amphiphytes) sont exclues pour l'instant de cette analyse compte tenu de leur haute adaptation aux milieux aquatiques. Toutefois, des approches ont été proposées notamment par : Barrat-Segretin, 1996 ; Barrat-Segretin & Amoros, 1996 ; Barrat-Segretin *et al.*, 1998, etc.

sont très variables, y compris à l'échelle hebdomadaire. En revanche, ce phénomène est très courant dans les ripisylves des rivières des vals inondables.

La résistance à la submersion s'améliore avec l'âge des plantes. Les semis sont les plus sensibles, surtout s'ils sont totalement submergés et s'ils poussent à l'ombre. Car, outre les effets néfastes de l'asphyxie racinaire, les périodes de submersion ralentissent l'activité photosynthétique si le feuillage est sous l'eau. Après une crue pendant la période active de végétation (printemps), les eaux chargées peuvent littéralement « engluier » les feuilles en limitant les échanges gazeux et la photosynthèse. Cette dernière peut être totalement arrêtée si les semis (et les herbacées) poussent dans une zone ombragée. Le bilan radiatif et les durées des périodes de submersion sont donc importants à prendre en compte³⁵ dans la répartition des semis et des herbacées en milieu alluvial (Siebel, 1998).

De nombreuses expérimentations ont été entreprises sur les genres typiques du milieu alluvial, en particulier des taxons ligneux comme *Ulmus*, *Quercus*, *Fraxinus*, *Alnus*, *Populus*, *Salix* (Hall & Smith, 1955 ; Hosner, 1960 ; Dister, 1983 ; Siebel, 1998). Ces expériences démontrent la grande tolérance des semis de *Salicaceae* (*Salix*, *Populus*) et de *Betulaceae* (*Alnus*) à la submersion totale durant plusieurs semaines, grâce à la formation rapide de racines adventices.

Les caractéristiques des sols (texture, structure, quantité de matière organique) jouent dans la tolérance à la submersion. Les stress sont moins sévères si les substrats sont légers et l'eau relativement courante, et ceci même si les inondations ont lieu durant la période de végétation, au printemps. Ceci explique une plus grande richesse en taxons ligneux dans les zones proches du lit vif des grands fleuves que vers les marges, où les sols ont toujours des textures plus fines (Carbiener *et al.*, 1987 ; Nilsson *et al.*, 1994).

Les semences des *Salicaceae* supportent aisément les submersions, mais leur pouvoir germinatif disparaît en quelques jours. Les graines lourdes des espèces de bois durs (barochores) sont aussi relativement résistantes au stress dû à la submersion, mais leur tolérance dépend de la période d'inondation. Les chances de survie dépendent en effet de la suite des événements hydrologiques et de la conformation des systèmes racinaires :

- proches de la rive et/ou à niveaux topographiques bas, les semences doivent supporter des périodes de submersion fréquentes, et la plantule doit alors sa survie au développement des racines adventices propres à supporter l'absence temporaire d'oxygène et qui se développent principalement juste en dessous du niveau de l'eau, permettant l'absorption de l'oxygène et des nutriments de l'eau. Si l'inondation recouvre la plantule, celle-ci entre en dormance et reprend sa croissance après l'inondation. Les jeunes plantes peuvent lutter contre la submersion par une croissance rapide, ce qui leur permet d'émerger le plus rapidement possible au-dessus de la nappe d'eau. La rapidité de la croissance est bien entendu largement favorisée par les apports minéraux fournis par les inondations. Les aptitudes à une croissance rapide sont les plus élevées chez les *Salicaceae*, si l'apport nutritif est suffisant, ce qui est en principe toujours le cas dans le lit endigué de la Loire. Cette vitesse de croissance explique en partie leur bois peu dense (espèces dites à bois tendre). Toutefois, la croissance est ralentie lors des périodes de submersion, en provoquant la nécrose partielle des racines et en ralentissant la production photosynthétique (cas d'*Alnus* et *Fraxinus*). Une succession d'inondations joue donc un rôle sélectif considérable sur la survie des semis, surtout si ces inondations ont lieu au printemps.

³⁵ Cette prise en compte n'a pas fait l'objet d'une quantification dans ce travail, par manque de moyens techniques à cet égard.

- à des niveaux topographiques plus élevés ou dans des situations plus éloignées des rives, les semis ont à affronter le ressuyage fréquent lors de la baisse des eaux, qui peut conduire à des périodes d'intense sécheresse si le sol est très filtrant (cas général dans le lit endigué de la Loire). Dans ce cas, le système racinaire doit pouvoir fabriquer des racines verticales (pivotantes) pour puiser l'eau à la profondeur adéquate. Des auteurs comme van Splunder (1997) mettent en évidence l'aptitude des peupliers à fabriquer rapidement des racines profondes, mais seulement si le sol est humide. S'il est engorgé, ce sont les saules qui supportent le mieux l'absence d'oxygène dans le sol.

Les jeunes plantes peuvent lutter contre la submersion par une croissance rapide, qui leur permet d'émerger le plus rapidement possible au-dessus de la nappe d'eau. La rapidité de la croissance est bien entendu largement favorisée par les apports minéraux fournis par les inondations. Les aptitudes à une croissance rapide sont les plus élevées chez les *Salicaceae*, si l'apport nutritif est suffisant, ce qui est en principe toujours le cas dans le lit endigué de la Loire. Cette vitesse de croissance explique en partie leur bois peu dense (espèces dites à bois tendre). Toutefois, la croissance est ralentie lors des périodes de submersion, en provoquant la nécrose partielle des racines et en ralentissant la production photosynthétique (cas d'*Alnus* et *Fraxinus*). Une succession d'inondations joue donc un rôle sélectif considérable sur la survie des semis, surtout si ces inondations ont lieu au printemps.

Les différences d'aptitudes évoquées ci-dessus expliquent donc la ségrégation des espèces en fonction de la topographie (y compris la microtopographie et les variations de texture du substrat, plus ou moins apte à la rétention de l'eau, Moriette *et al.*, 1998) et des gradients écologiques. Les *Salicaceae* montrent une belle continuité d'espèces en fonction de la dynamique fluviale et de conditions édaphiques (Schnitzler, 1988 ; Schnitzler *et al.*, 1992).

4.4.3.1.2 L'hydrochorie

Le transport passif des diaspores par hydrochorie est un mécanisme spécifique du milieu alluvial sur lequel il est important d'insister, car il contribue à la dissémination des plantes, en particulier les espèces pionnières (*Salicaceae*, *Betulaceae*)³⁶. Les crues véhiculent en effet, en plus des éléments nutritifs, de nombreuses formes de vie embryonnaire, des œufs aux graines. Schwabe (1991) a évalué la richesse de la banque de semences dans une aulnaie à *Alnus incana* (L.) Moench³⁷, avant et après une inondation. Avant l'événement, le stock était de 935 semences/m². Après l'inondation, ce stock ne contenait plus que 35 semences/m², tout le reste ayant été emporté et dispersé sur d'autres berges. Nous avons constaté, de façon qualitative, les mêmes phénomènes sur les grèves de la Loire avec *Salix alba* L. et *Populus nigra* L.

Chez les arbres, l'hydrochorie ne convient pas aux espèces à dissémination barochore ou zoochore comme *Quercus robur* L., *Juglans regia* L., *Corylus avellana* L., *Aesculus hippocastanum* L.

4.4.3.2 Prise en compte de l'hydrologie

Dans le lit endigué de la Loire, le substrat est souvent à dominante sableuse ; le facteur hydrique s'étudie essentiellement à partir des variations des lignes d'eau en fonction du débit et par conséquent aux durées et fréquences de submersion de chacune de communautés végétales

³⁶ Ces espèces possèdent des graines légères qui flottent facilement, se développent près du courant et possèdent un pouvoir germinatif immédiat, ce qui leur permet de coloniser les grèves ou les atterrissements sableux ou limoneux dans les meilleurs délais.

³⁷ Cette espèce est totalement absente du bassin de la Loire. On la trouve sur les fleuves méditerranéens dont le régime a une composante nivale avec des hautes eaux estivales.

concernées. A l'écart des chenaux actifs du fleuve ou dans les vals, il est nécessaire d'étudier les fluctuations altitudinales de la nappe car l'établissement de relations hauteur/débit est délicate.

Afin de prendre en compte le facteur hydrique vis-à-vis des conditions hydrologiques, on peut évaluer une hauteur relative par rapport à une valeur caractéristique de débit. Le niveau d'étiage (été) est souvent retenu (Corillion, 1980, 1991 ; Grelon, 1976) parce qu'il constitue *a priori* le niveau le plus défavorable aux communautés situées aux cotes les plus fortes (prairies et forêts alluviales du lit majeur). Par ailleurs, on constate aux niveaux proches de l'étiage, le développement de végétations plus ou moins hygrophiles hautement caractéristiques des grèves de la Loire.

Mais le paramètre « hauteur relative » ne permet pas une comparaison aisée entre les différents sites ligériens ; et même au niveau d'un seul site. En effet, la « hauteur relative » est sujette à une grande variabilité due à la morphologie du cours d'eau : pente, section mouillée, largeur du chenal, nombre de chenaux, géométrie des structures sédimentaires (îles, atterrissements, grèves), éloignement entre levées, etc. En conséquence, il est nécessaire de se référer à une grandeur indépendante des variations morphologiques. C'est pourquoi, la fréquence d'inondation est la valeur qui a été retenue³⁸. Elle est exprimée sous la forme de « débit classé », c'est-à-dire, la valeur de débit statistiquement dépassé n jours par an (par exemple, Dc10 exprime un débit dépassé 10 j/an).

La fréquence est complétée par une donnée reflétant l'amplitude de variation verticale (en mètres) des lignes d'eau entre deux débits caractéristiques donnés. Les lignes d'eau retenues sont celles du Dc10 et du Dc355, qui correspondent respectivement à des débits de crue et d'étiage « annuels ».

L'attribution de telles valeurs aux relevés phytoécologiques nécessite l'acquisition des données suivantes :

- données topographiques : données existantes (profils en travers réalisés pour la DIREN Centre en 1995 pour la Loire moyenne et en 1996 en amont) ou acquisition de nouvelles données grâce à l'utilisation d'une lunette topographique (relevés réalisés durant l'été 2001),
- données sur les débits moyens journaliers (données du Service de Bassin Loire-Bretagne de la DIREN Centre) ; débits caractéristiques obtenus statistiquement à partir de longues chroniques d'observation des débits
- données sur les hauteurs d'eau (en valeurs absolues en mètres NGF) sur de nombreux sites ligériens (réseau de la BDHE : Base de Données Hauteurs d'Eau de la DIREN). Ces données nombreuses au niveau des ponts (cas particuliers, problèmes de remous) le sont beaucoup moins entre les ponts. Ces données sont complétées par quelques observations ponctuelles, notamment au niveau d'échelles limnimétriques.

Ces données permettent d'établir des courbes de tarage hauteur/débit au niveau de chaque transect topographique (voir exemple, fig. 23). Les fréquences de submersion sont ensuite déduites au niveau de chaque placette phytoécologique. Le cheminement d'acquisition et de calcul de ces données est résumé par la figure 22.

³⁸ Cette approche a déjà été expérimentée à notre initiative pour la caractérisation des annexes hydrauliques de la Loire et de l'Allier (Pujol, 1999).

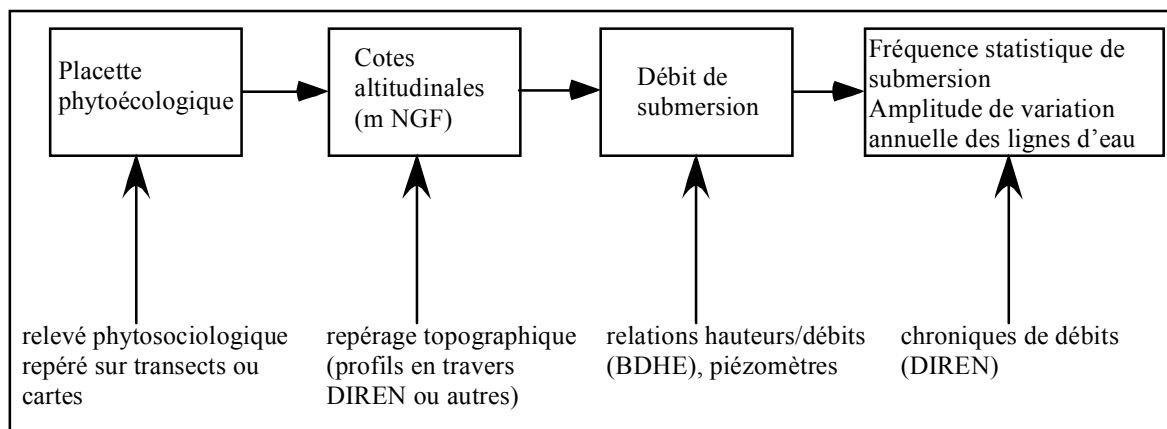


Figure 22 – Obtention des données de fréquence d’inondation des espaces alluviaux échantillonnés

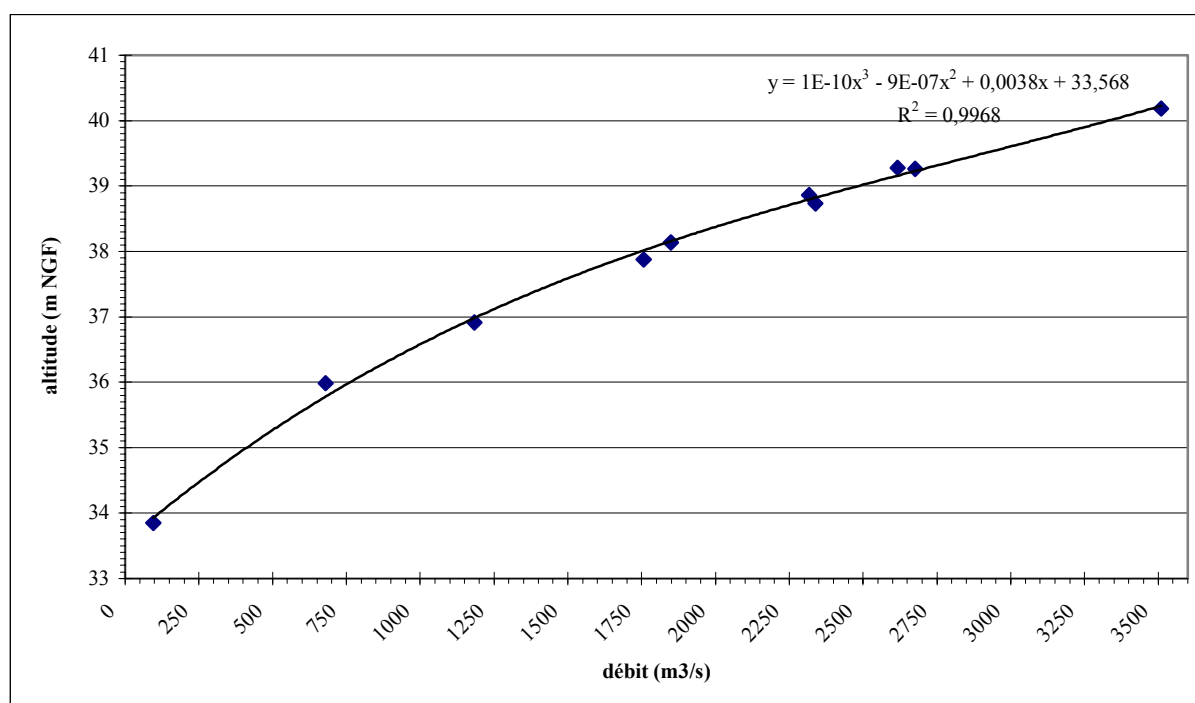


Figure 23 – Édification d’une courbe de correspondance hauteur/débit à Bréhémont (échelle CD 119) [source des données : BDHE, DIREN Centre]

4.4.3.3 Prise en compte du niveau des nappes

Le niveau d’eau de la nappe alluviale (phréatique) est complémentaire par rapport à l’observation des eaux de surface. Dans le lit endigué de la Loire, le niveau de la nappe d’accompagnement varie de façon quasi concomitante par rapport au niveau des eaux de surface ; tout au plus, observe-t-on un décalage de quelques heures entre les deux niveaux (CETE Clermont-Ferrand ; Z. Gasowski, com. pers.). Les substrats relativement grossiers et filtrants expliquent ce phénomène. Toutefois, ce schéma est de moins en moins valable si l’on considère le niveau de la nappe à plusieurs centaines de mètres du lit mineur de la Loire ; à ce moment-là, les niveaux piézométriques réagissent lentement par rapport aux niveaux de la Loire et sont davantage amortis. La situation est encore plus complexe lorsqu’il s’agit d’étudier le niveau de la nappe dans les vals,

surtout si ces derniers comportent un affluent. En effet, les vals sont souvent caractérisés par des substrats plus fins (riches en argiles et limons), ce qui implique des variations des niveaux piézométriques difficilement prévisibles.

En tout état de cause, afin de suivre le niveau des nappes, nous avons choisi de mettre en place des piézomètres sur trois sites (Bec d'Allier, Vouvray, Bréhémont), soit une vingtaine en tout. Ces piézomètres ont été fournis par l'Entente Interdépartementale pour la Démoustication Ain-Rhône-Isère-Savoie et ont été posés en avril 1999. Il s'agit de tubes piézométriques³⁹ « artisanaux », mais qui ont fait preuve de leur efficacité sur le Rhône et ses affluents. Ces piézomètres n'ont pas été implantés dans le but d'étudier la géométrie ou les caractéristiques hydrogéologiques de la nappe, mais bien de caractériser les communautés végétales en fonction des niveaux d'eau. Les paramètres retenus pour la localisation des piézomètres sont les suivants :

- proximité par rapport aux communautés végétales à étudier,
- fonctionnement hydro-géomorphologique (îles, francs-bords, val, proximité d'affluents, etc.),
- facilités d'accès et/ou maîtrise foncière des terrains sur lesquels on implante les piézomètres.

Les piézomètres sont relevés manuellement à l'aide d'un décamètre équipé d'un flotteur selon une fréquence de 10 à 15 jours. Cette fréquence a été parfois adaptée afin de prendre en considération des épisodes hydrologiques marquants (crue). Mais cette fréquence n'est pas suffisante pour prendre en considération les variations de niveau (plus ou moins chaotiques) qui interviennent entre chaque relevé. Pour éviter cela, il aurait fallu munir les piézomètres d'enregistreurs en continu. Mais compte tenu du coût supplémentaire, des risques accrus de détérioration ou de vandalisme, et de l'éloignement des sites, nous n'avons pas retenu cette option. En tout état de cause, cela n'a pas de répercussion grave sur la qualité des données acquises dans la mesure où la végétation n'est pas sensible aux variations à haute fréquence du niveau piézométrique.

4.4.3.4 Qualité des eaux de surface et des eaux de nappe

La végétation est sensible à la qualité physico-chimique des eaux. Dans le cadre de ce travail, les plantes n'ont pas été considérées en tant qu'indicateur de la qualité des eaux comme le permettent les différents indices macrophytes (Klein & Carbiener, 1988 ; Muller, 1990 ; Haury, 1994 ; Haury *et al.*, 1996 ; Schnitzler *et al.*, 1996 ; Amoros *et al.*, 2000), ceci d'autant plus que seuls les végétaux strictement aquatiques peuvent indiquer cette même qualité d'eau.

Les quelques mesures effectuées ici ne constituent qu'une étude préliminaire d'évaluation de la qualité des eaux. En effet, les moyens scientifiques et techniques de prélèvement, d'échantillonnage ou de mesures, ainsi que les moyens financiers engagés (nombre d'échantillons et de paramètres analysés) à ce titre ne permettraient pas de proposer des investigations plus complètes. Le but était simplement d'envisager de manière qualitative la contribution de la végétation à l'épuration des eaux⁴⁰, et éventuellement, la contribution des eaux à l'enrichissement en nutriments des substrats. En effet, seules des analyses réalisées sur des cycles annuels permettraient à la fois de quantifier et de prendre en compte le caractère saisonnier du développement végétal.

³⁹ Ces piézomètres en acier possèdent une longueur totale de 3 m, une zone filtrante de 1 m à la base et un diamètre intérieur un peu supérieur à 4 cm.

⁴⁰ Même si à ce titre, il aurait fallu envisager de réaliser des évaluations de biomasses couplées à des analyses de la composition chimique des végétaux et de la litière (J. Haury, com. pers.).

4.4.3.4.1 Problématique

Les ressources en minéraux et en nutriments pour la végétation alluviale sont apportés par les eaux de nappe et surtout par les eaux d'inondation. Ces éléments sont transportés sous forme dissoute ou particulaire (matières en suspension). Les inondations provoquent des changements importants dans les cycles biogéochimiques des substrats, et notamment des modifications dans les potentiels d'oxydoréduction. Les sols sont en général assez peu pourvus en azote et phosphore ; l'inondation permet donc une bonne alimentation de la végétation (Sanchez-Pérez, 1992 ; Weiss *et al.*, 1991). Pendant la période active de la végétation, les prélèvements en nutriments dans la nappe (ou dans les eaux de surface en cas d'inondation printanière) sont très importants (Sanchez-Pérez, 1992). La nature sableuse des substrats du lit endigué de la Loire permet une bonne oxygénation des masses sédimentaires et des eaux de nappe dans le lit endigué, ce qui favorise l'activité micro-biologique qui permet la dégradation et le recyclage de la matière organique transportée par les eaux de crue. Cet apport en éléments assimilables favorise le développement et la croissance rapide de la végétation. Si les crues cessent, la production primaire peut être sérieusement affectée (Carter-Johnson *et al.*, 1976).

Dans les vals, la présence de substrats argilo-limoneux et hydromorphes favorise en principe les processus de dénitrification et de réduction des formes oxydées de l'azote (par l'activité bactérienne de *Pseudomonas*, *Achromobacter*, *Bacillus*) en milieu anoxique (Pinay, 1986). De tels processus ne sont donc en principe pas envisageables dans le lit endigué où les possibilités d'anoxie sont très réduites à cause de la texture grossière des substrats et de la forte fluctuation des lignes d'eau.

4.4.3.4.2 Prélèvements

L'échantillonnage consiste en des prélèvements d'eau de surface et en des prélèvements d'eau souterraine en amont et en aval des formations végétales impliquées. Ces notions amont et aval sont ici à considérer selon un double gradient : dans le sens longitudinal selon l'orientation de l'écoulement de surface et parfois dans le sens transversal, lorsqu'on considère des écoulements de nappes souterraines. Les prélèvements sont effectués au niveau des piézomètres selon le protocole suivant. A l'aide d'une pompe manuelle propre, on prélève de l'eau dans les piézomètres afin de retirer l'eau qui a stagné dans le tube ou à proximité. On pompe suffisamment (quelques centaines de litres au plus évacués à quelques mètres du piézomètre) afin de rabattre légèrement le toit de la nappe, mais pas de façon excessive afin d'éviter l'entraînement de sels minéraux par drainage. Après cela, on effectue le prélèvement de l'eau pour analyse en laboratoire (Laboratoire de Touraine). Les prélèvements ont été effectués à deux périodes de l'année (au printemps et à l'automne 2000 dans des conditions hydrologiques différentes). Ils ont été réalisés en fonction de la répartition spatiale des « massifs végétaux » dont on souhaite évaluer « l'effet d'abattement » sur les nutriments et en fonction de la localisation des différents sous-systèmes aquatiques (chenal principal, chenal secondaire, boire, gravière, etc.).

La localisation des prélèvements est indiquée sur les figures 10, 13 & 15.

4.4.3.4.3 Paramètres analysés

Conductivité

La conductivité est mesurée en laboratoire selon la norme NF EN 27888. Elle permet notamment de connaître la minéralisation globale de l'eau.

Azote : ammoniacale (NH_4^+), nitrates (NO_3^-), azote Kjeldahl

L'azote ammoniacal est mesuré selon la méthode de la colorimétrie en flux continu. Cette mesure est indispensable dans la mesure où cet élément est susceptible d'être assimilé directement par les plantes (notamment les rhizophytes). En condition d'anoxie, au moins relative, cet élément peut se retrouver à des concentrations importantes au sein de la matière organique qui peut s'accumuler dans les substrats des annexes hydrauliques où le courant est faible à nul (exemple dans les boires à amphiphytes ou du *Bidention tripartitae*). L'azote ammoniacal en excès est phytotoxique. Ainsi, on attribue le remplacement d'*Elodea canadensis* Michaux par *Elodea nuttallii* (Planchon) St. John pour des raisons de moindre sensibilité à l'ammoniacale de cette seconde espèce (R. Carbiener, com. pers.).

L'azote Kjeldahl est dosé selon la norme NF EN 25663. Cette « forme » de l'azote représente la part d'origine organique de cet élément et renseigne donc sur la qualité ou la pollution liée aux matières organiques.

Les nitrates sont dosés selon la norme NF EN ISO 13395. Ils constituent la forme essentielle de l'azote dissous et assimilé directement par les végétaux (des algues aux phanérogames). La concentration en nitrates d'une eau non polluée doit être inférieure à 5 voire 0,5 mg/l (selon Meybeck, 1986). Des teneurs supérieures permettent, le cas échéant, la formation de « blooms » phytoplanctoniques ou des proliférations macrophytiques en cours d'eau.

Phosphore : orthophosphates (P_2O_5)

Les orthophosphates sont analysés selon la norme NF EN 1189. Ils constituent la forme majeure du phosphore à l'état dissous. En tant que nutriment, il s'agit d'un élément limitant dans les eaux continentales. Des présomptions de pollution peuvent être envisagées dès des concentrations supérieures à 0,3 mg/l de P_2O_5 (Crouzet *et al.*, 1999)⁴¹. Des teneurs même faibles sont capables de dynamiser la production primaire (biomasse algale notamment).

Calcium, magnésium

Le calcium et le magnésium, dosés par colorimétrie renseignent sur la dureté de l'eau et sont en relation avec sa minéralisation. La quantité de calcium participe également à l'édification du gradient trophique, notamment chez les communautés végétales terrestres, et peut aussi participer au blocage du phosphore (ce qui ne semble toutefois pas le cas sur la Loire).

Les matières organiques (oxydabilité)

La teneur globale en matière organique est dosée par la méthode de l'oxydabilité au permanganate de potassium à chaud et en milieu acide. La matière organique renseigne sur l'eutrophisation du compartiment aquatique de l'hydrosystème, mais également sur les apports globaux déposés dans les sédiments à l'occasion des hautes eaux ; elle est susceptible d'être minéralisée par la suite pour être assimilée par les plantes.

Les matières en suspension (MES)

Les matières en suspension indiquent la charge globale d'éléments minéraux ou organiques (matière morte ou vivante) transportés par les eaux de surface sous forme particulaire. En dehors des périodes de crue propices au transport massif de sédiments fluviaux en suspension, la quantité de matières en suspension renseigne sur la charge polluante et le phytoplancton. Elles sont dosées par pesée différentielle après filtration.

⁴¹ Toutefois ces valeurs sont contestées et devraient être revues à la baisse.

La teneur en chlorophylle a

La teneur en chlorophylle a (dosage par spectrométrie par absorption moléculaire, norme PR T 90-117 - 10/98) permet d'approcher la teneur des eaux de surface en phytoplancton et donc sa capacité à la production primaire. Elle indique également la part végétale vivante parmi les matières en suspension.

4.4.3.4.4 Analyses types effectuées

Les eaux ont été soumises à des analyses types en fonction de la localisation (fig. 10, 13 & 15) des prélèvements et des informations recherchées (tab. 12).

Analyses types	Eaux de nappe ou de surface			Eaux de surface
	E1	E2	E3	E4
Conductivité à 20 °C				
Nitrates				
Azote ammoniacal				
Azote Kjeldahl				
Orthophosphates				
Carbonates				
Bicarbonates				
Oxydabilité (KMnO ₄ à chaud en milieu acide)				
Calcium				
Magnésium				
Silicium				
Sulfates				
Matières en suspension				
Chlorophylle a				
Prélèvements concernés	10-11-12-24-25-29-30-33-34-35-36-37-38-39-40	8-9-22-23-28-31-32-41	4-5-6-7-15-17-20-21-26-27	1-2-3-13-14-16-18-19

Tableau 12 – Répartition des prélèvements et des paramètres analysés en fonction du type d'analyses

4.5 LES TECHNIQUES D'ANALYSES STATISTIQUES

4.5.1 LES INDICES DE DIVERSITE

La diversité est une mesure très pratiquée en écologie. De nombreux indices sont utilisés (Wilson & Shmida, 1984 ; Frontier & Pichod-Viale, 1998). L'indice de Shannon est retenu parce que c'est l'un des plus souvent pratiqués et parce qu'il permet des interprétations aisées. Il s'exprime de la manière suivante :

$$H' = -\sum p_i \cdot \log_2 p_i$$

- avec i qui varie de 1 à S (le nombre total de taxons dans la relevé)
- avec $p_i = n_i/N$, n_i est le nombre d'individus du taxon i, N, le nombre total d'individus dans le relevé ($\sum n_i = N$)

En ce qui nous concerne, c'est le coefficient d'abondance-dominance qui a été utilisé dans les relevés. Par conséquent, le nombre d'individus dans le relevé n'est pas connu ; nous travaillons en présence/absence et $n_i = 1$.

La valeur résultante de cet indice, quelque soit le groupe floristique ou faunistique étudié, ne dépasse guère 4 ou 5.

L'indice d'équitabilité (ou régularité) mesure plus particulièrement la répartition taxonomique des individus au sein d'un ensemble de relevés. Elle constitue le rapport entre la diversité (H') obtenue par l'indice de Shannon et la diversité maximale (H'_{\max}) :

$$R = H'/H'_{\max} = H'/\log_2 S$$

L'équitabilité varie de 0 à 1. Une valeur proche ou égale à 1 indique un peuplement très structuré.

4.5.2 L'ANALYSE FACTORIELLE DES CORRESPONDANCES (AFC)

Ce type d'analyse statistique multivariée, qui a montré sa pertinence en phytosociologie et en écologie végétale (Roux & Roux, 1967 ; Guinochet, 1973) permet de traiter des tableaux de contingence et d'étudier les relations éventuelles qui s'établissent entre des variables discontinues, non quantitatives. Elle permet, grâce à une représentation graphique, de situer simultanément, la position d'un nuage de points de n individus (nombre de taxons, espèces) dans un espace à k dimensions (nombre de relevés) et, réciproquement, la position de k relevés dans un espace à n dimensions. En pratique, la représentation graphique ne s'effectue que sur les premiers axes factoriels les plus explicatifs de la structure du nuage de points (F_1 , F_2 , F_3 , etc.). Les variables floristiques sont traitées en présence/absence et en valeurs médiane de recouvrement en rapport avec le coefficient d'abondance-dominance (1, 2, 15, 37, 62 et 87 % de recouvrement médian respectivement pour les coefficients +, 1, 2, 3, 4 et 5). Pour les espèces présentes dans plusieurs strates, seul le coefficient le plus fort est retenu. Ce type d'analyse permet de visualiser la proximité statistique (donc en principe, écologique) des différents relevés et des différentes espèces. Par ailleurs, on peut mettre en évidence les facteurs écologiques (gradients) qui semblent discriminer le mieux le nuage de points. Le logiciel ADE-4 (CNRS, Université de Lyon I) a été utilisé.

4.5.3 L'ANALYSE EN COMPOSANTES PRINCIPALES (ACP)

Cette analyse multivariée permet de traiter des tableaux dans lesquels figurent en colonne, des variables quantitatives continues (caractéristiques du substrat, données hydrologiques, etc.) et en lignes, des individus sur lesquels ces variables sont mesurées (station, relevé). Cette analyse permet donc de visualiser les « corrélations » qui existent entre les relevés et les variables observées comme le pH, l'inondabilité, la texture du substrat, etc.

4.5.4 LES ANALYSES INTER ET INTRA-CLASSES

Ces analyses factorielles, qui ont montré leur valeur en écologie végétale (Bornette *et al.*, 1994) permettent la prise en compte (inter-classes) à ou l'élimination (intra-classes) d'une variable abiotique pour faciliter l'observation des différents facteurs de variabilité. L'analyse inter-classes (Dolédec & Chessel, 1989) consiste à optimiser la dispersion dans le plan factoriel des centres de gravité des profil moyens de la variable testée. L'analyse intra-classes, complémentaire de la précédente, permet d'étudier la structure résiduelle après élimination de l'effet d'une variable en positionnant les centres de gravité de la variable analysée au centre des axes du plan factoriels. Ce type d'analyse ne prend pas en compte de manière quantitative les variables abiotiques, mais sous forme de classes de valeurs continues, parfois arbitraires.

4.5.5 LES ANALYSES DE CO-INERTIE

Ces analyses permettent d'étudier la structure commune entre deux tableaux de données (Dolédec & Chessel, 1994), par exemple pour étudier les relations qui s'établissent entre un tableau de données floristiques et un autre de données abiotiques. En imposant une covariance maximale aux scores des différentes variables floristiques et abiotiques, elle permet la confrontation optimale des deux tableaux. Elle est réalisée à partir du couplage d'analyses simples (ACP).

5 RESULTATS ET DISCUSSION

5.1 LES PARAMETRES ABIOTIQUES

5.1.1 LE FACTEUR HYDRIQUE : INONDABILITE, AMPLITUDE DE VARIATION DES LIGNES D'EAU

Les résultats obtenus sur le facteur hydrique sont bien connus et confirment les études antérieures réalisées sur la Loire (par exemple, Grelon, 1976) ou sur d'autres systèmes fluviaux (par exemple Schnitzler, 1988 ; Pautou, 1975).

Le facteur hydrique est depuis longtemps et en toute logique considéré comme le premier facteur conditionnant la répartition des espèces et des communautés au sein des zones humides et des plaines alluviales. Les premières analyses statistiques réalisées (Cornier, 1996, 1997) sur les variables floristiques (relevés phytosociologiques) ont montré que ce facteur était discriminant mais qu'il était corrélé à d'autres paramètres. L'évaluation de l'influence de ce paramètre a été possible grâce aux données hydrologiques, piézométriques et topographiques (cf. § 4.4.3.2 & 4.4.3.3). Les sites de Digoin (Saône-et-Loire) et de Souzay-Champigny (près de Saumur, Maine-et-Loire) n'ont pas été retenus dans l'analyse par manque de données et de fiabilité. L'analyse a donc porté sur les trois sites principaux (Bec d'Allier, Montlouis/Loire, Bréhémont), ainsi que sur deux sites complémentaires de la Loire moyenne : Ousson/Loire – Châtillon/Loire au sud du Loiret en amont d'Orléans et Meung/Loire-Beaugency dans l'ouest orléanais.

Les résultats, pour chaque relevé phytoécologique sont donnés en annexe 7. L'observation des valeurs de fréquence d'inondation (fig. 24) montre une forte représentation des relevés présents en situation peu inondable et un nombre limité (de l'ordre de 5 %) de relevés de milieux strictement aquatiques ou amphibies.

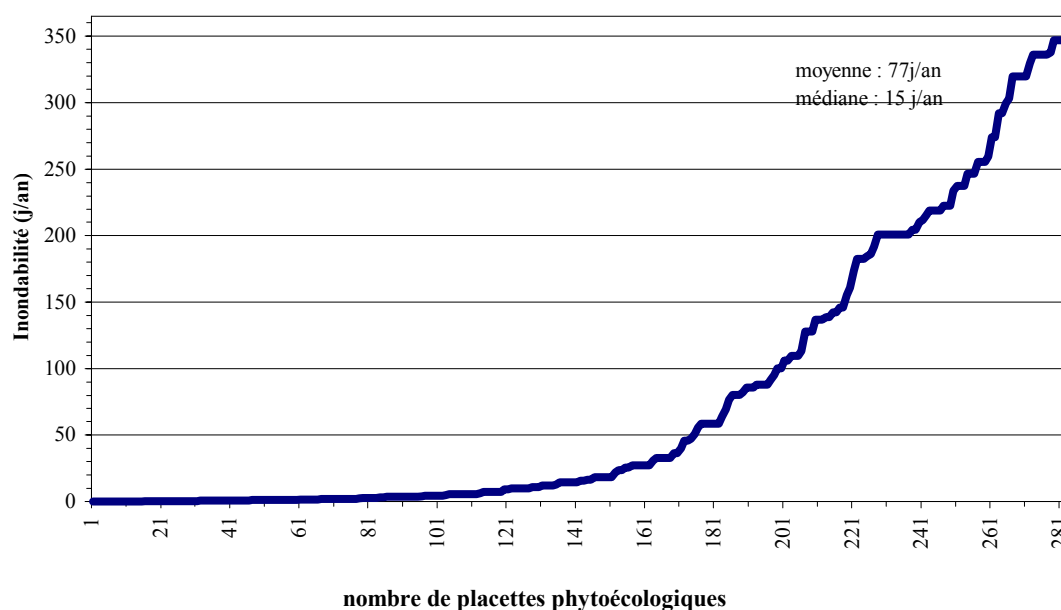


Figure 24 – Inondabilité calculée pour 282 placettes phytoécologiques (par ordre croissant)

L'amplitude annuelle de variation altitudinale de la ligne d'eau (fig. 25) varie de 1,6 m à plus de 3,5 m. Les valeurs les plus basses sont atteintes dans le val de Bréhémont (phénomène d'amortissement de la fluctuation des nappes du fait d'une texture globalement fine du remplissage sédimentaire et phénomènes de remous ou de « refoulement » de la Loire dans la basse vallée de l'Indre). A l'intérieur du lit endigué, ces valeurs peuvent varier d'environ 1 m à cause de la présence d'ouvrages qui modifient la position des lignes d'eau (ponts, ouvrages de navigation conservés comme à Ousson-Châtillon). Les valeurs de ce battement des lignes d'eau ne sont pas continues car elles ont été évaluées de façon conjointe pour plusieurs relevés et elles traduisent le passage du val vers le lit endigué.

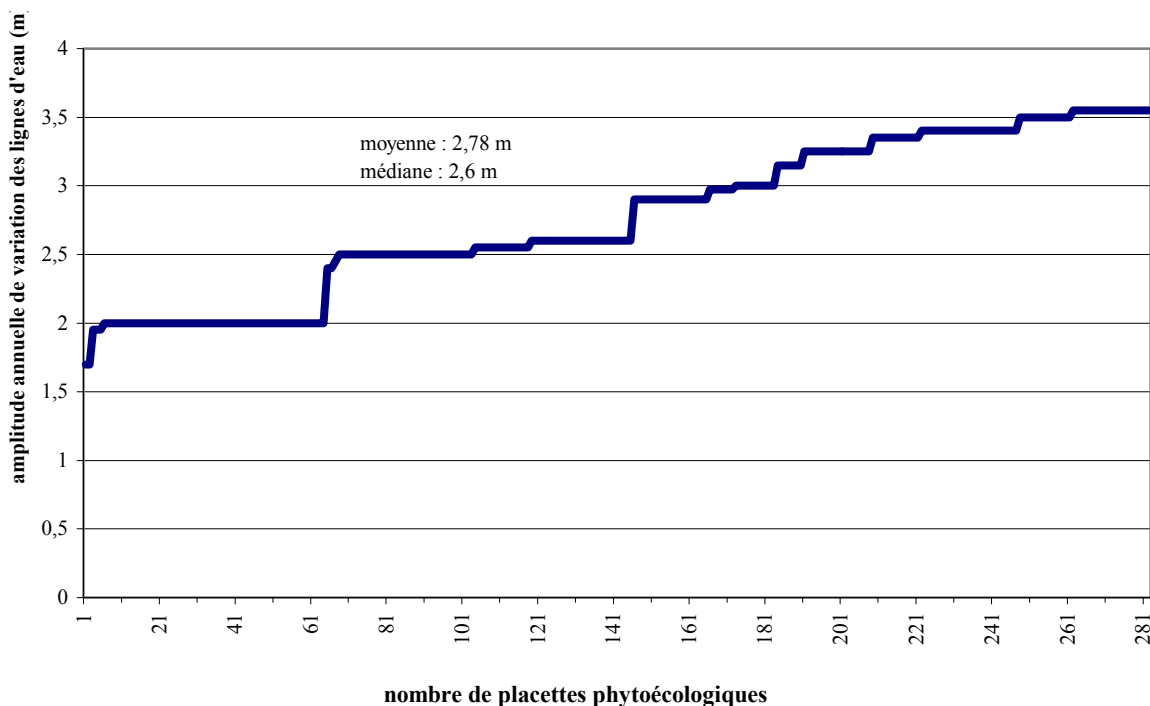


Figure 25 – Amplitude annuelle de variation de la ligne d'eau évaluée pour 282 placettes phytoécologiques (par ordre croissant)

Le suivi des piézomètres (annexe 5) s'est fait sur deux années, ce qui peut paraître insuffisant, mais ce fait est inhérent à la durée de ce travail. Les résultats montrent que pour le lit endigué, les niveaux de la nappe sont fortement corrélés avec les débits de la Loire (fig. 26). En revanche, dans le val de Bréhémont, les niveaux piézométriques sont difficilement corrélés aux débits de la Loire ou de l'Indre. Par conséquent, il est préférable d'observer la variabilité des niveaux d'eau entre la Loire et la nappe (A. Gautheron, DIREN Centre, com. pers.). La figure montre qu'au niveau du piézomètre n° 12, la nappe suit globalement les niveaux de la Loire, mais de façon amortie (les variations à haute fréquence ne sont pas répercutées) et légèrement décalée (3 à 5 jours). Afin de caractériser les relevés phytoécologiques du val vis-à-vis du paramètre hydrique, nous nous sommes servi de ces données et de la topographie.

altitude
(m NGF)



Figure 26 – Comparaison des niveaux d'eau (m NGF) de la Loire à Langeais (courbe du haut) et au niveau du piézomètre n° 12 (courbe du bas) entre mars 2000 et avril 2001

5.1.2 LES SUBSTRATS

5.1.2.1 Approche par analyse des substrats en laboratoire

Les résultats des analyses pratiquées par le Laboratoire de Touraine sont consignés dans le tableau en annexe 6. Les analyses ont été pratiquées, selon les cas, sur des horizons différents rencontrés en fonction de la profondeur. De un à trois horizons ont ainsi fait l'objet d'analyses. Pour autant, dans certains espaces du lit endigué, il n'a pas été possible d'explorer les sédiments sur d'importantes profondeurs (malgré l'utilisation de rallonges pour la tarière). Mais ceci ne constitue pas une réelle difficulté. En effet, au-delà d'une certaine profondeur (de 0,3 à 1 m selon les cas) les horizons ne se différencient plus que par leur texture. Et cette hétérogénéité locale cache en fait une certaine homogénéité lorsqu'on multiplie les sondages. Les différences rencontrées dans la texture des sédiments correspondent aux caractères dynamiques de la zone concernée qui régnaient lors de leur dépôt (éloignement par rapport à un chenal, altitude par rapport aux lignes d'eau, végétation en place, etc.).

5.1.2.1.1 Bilan global des analyses

Une vision globale des caractères physico-chimiques des substrats analysés en fonction des horizons est proposée dans les figures 27-A à 29⁴².

Si l'on considère l'ensemble des horizons, les substrats apparaissent très sableux (au moins 60 à 70 % de sables). Les sols les plus argileux ne se rencontrent que dans les vals inondables. Le pH

⁴² Attention, ces graphiques ne présentent pas une comparaison entre les différents paramètres du substrats. Ceux-ci ont été rassemblés sur un nombre limité de graphiques afin de limiter le nombre de figures.

du sol est en général neutre à légèrement alcalin, à l'exception de l'horizon de surface dans les forêts de bois durs (acidification modérée due à la dégradation de la matière organique de la litière) et au niveau des pelouses xérophiles peu inondables (élimination du carbonate de calcium par lessivage sur des sables purs). Les sols ne sont pas « calcaires » : le calcaire actif est toujours inférieur à 5 % et souvent nul.

En ce qui concerne les nutriments (azote, phosphore), les sols sont globalement eutrophes et on n'observe pas de carences de ce côté là, à l'exception notable des pelouses xérophiles globalement moins riches. D'une manière générale, on peut dire que la richesse en nutriments est corrélée à l'inondabilité du substrat puisque les eaux de débordement pourvoient le substrat en éléments nutritifs, à la condition que ce substrat soit en mesure de les retenir (colloïdes, adsorption au niveau de la matière organique). Ce phénomène est particulièrement visible sur les vastes îles du Bec d'Allier pour lesquelles on observe un gradient : sur les bordures de l'île, on observe une végétation mésophile à mésohygrophile, nitrophile sur un substrat enrichi en limons et au centre de l'île, à la même altitude, des végétations mésoxérophiles oligotrophes sur sables presque purs.

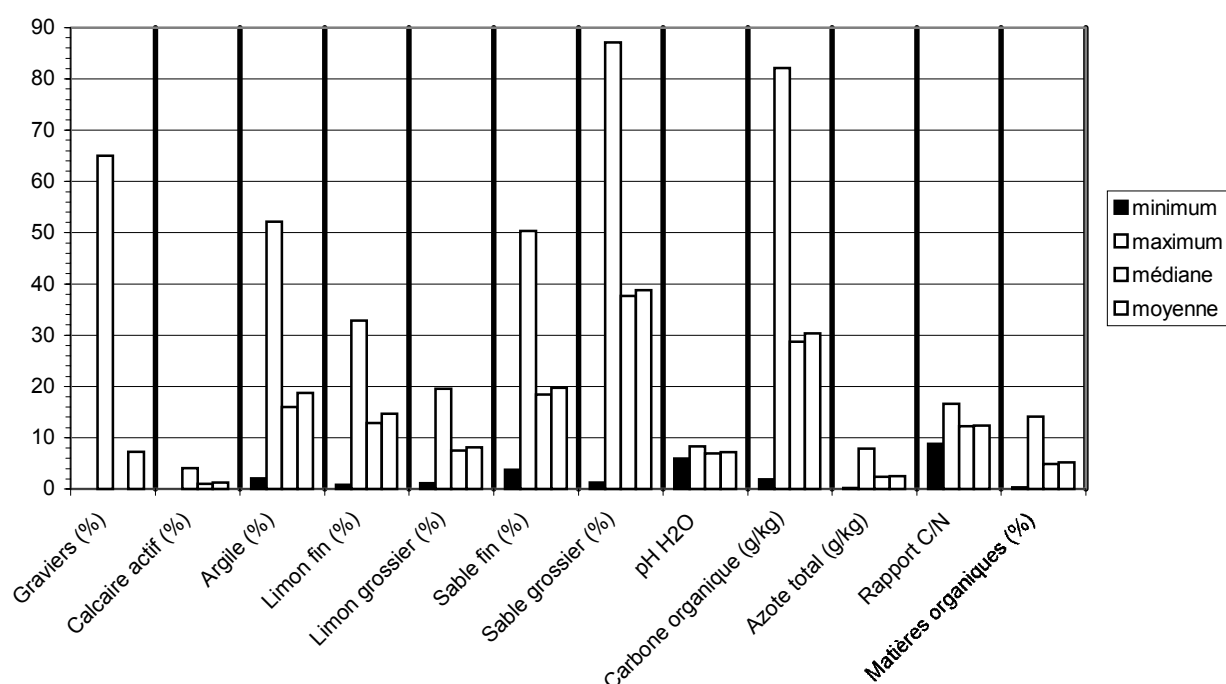


Figure 27-A – Caractérisation physico-chimique du substrat (horizon de surface) : valeurs statistiques pour 31 échantillons

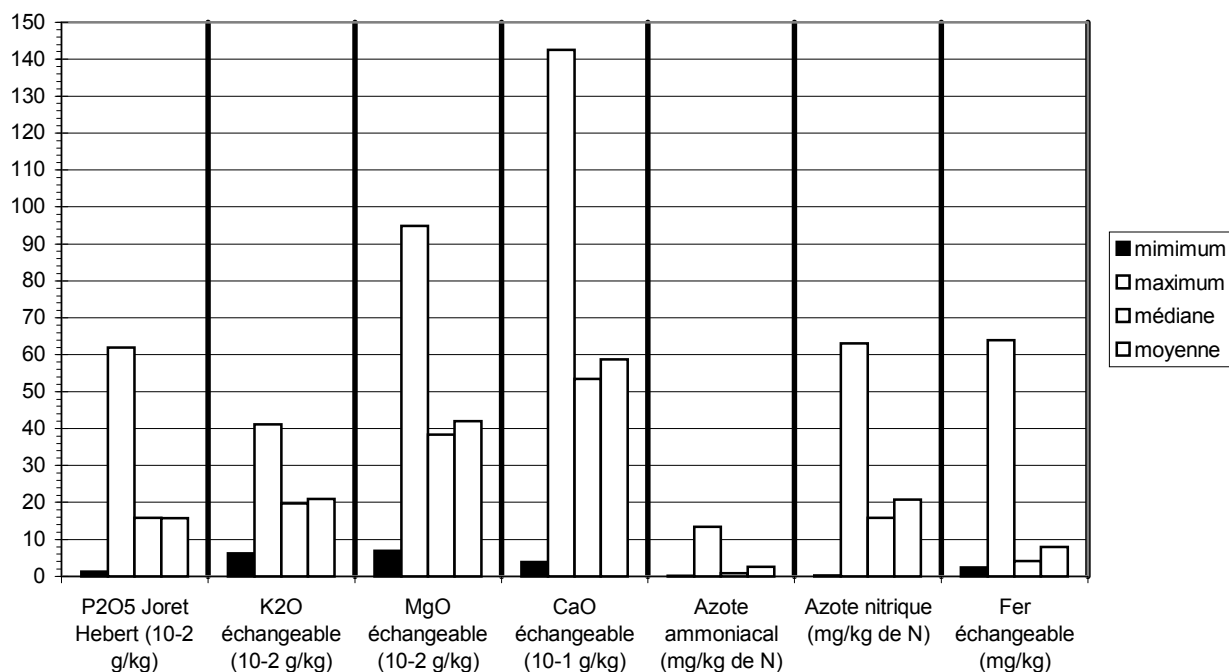


Figure 27-B – Caractérisation chimique du substrat (horizon de surface) : valeurs statistiques pour 21 échantillons

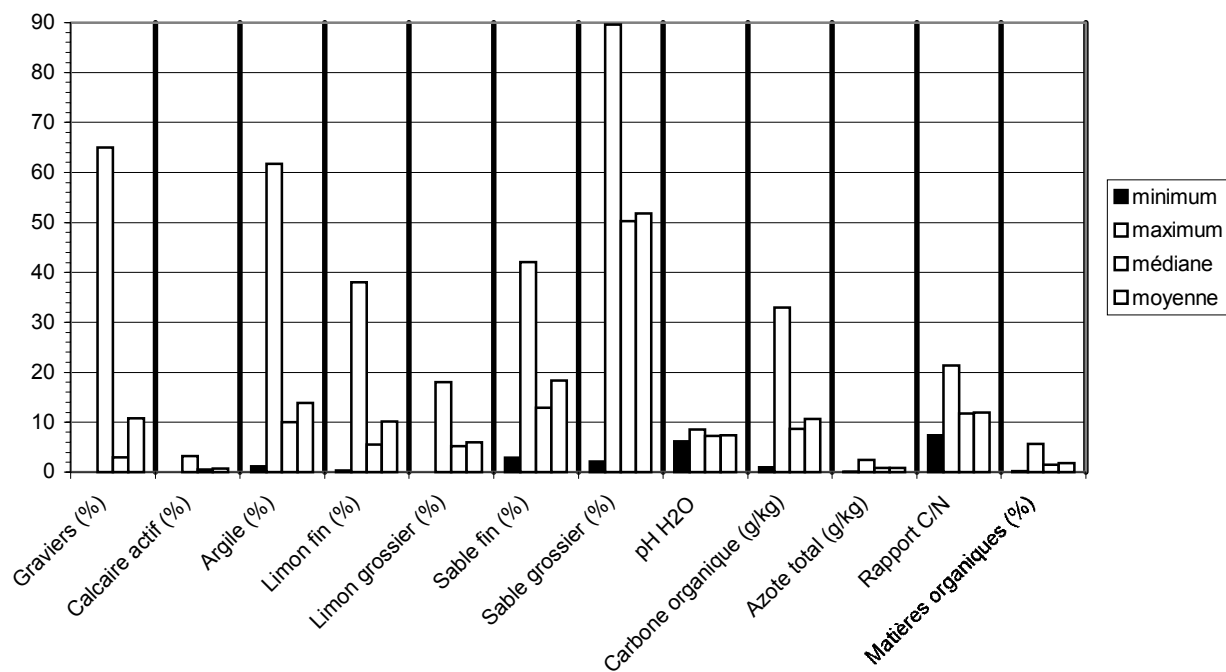


Figure 28 – Caractérisation physico-chimique du substrat (horizon sous-jacent) : valeurs statistiques pour 29 échantillons

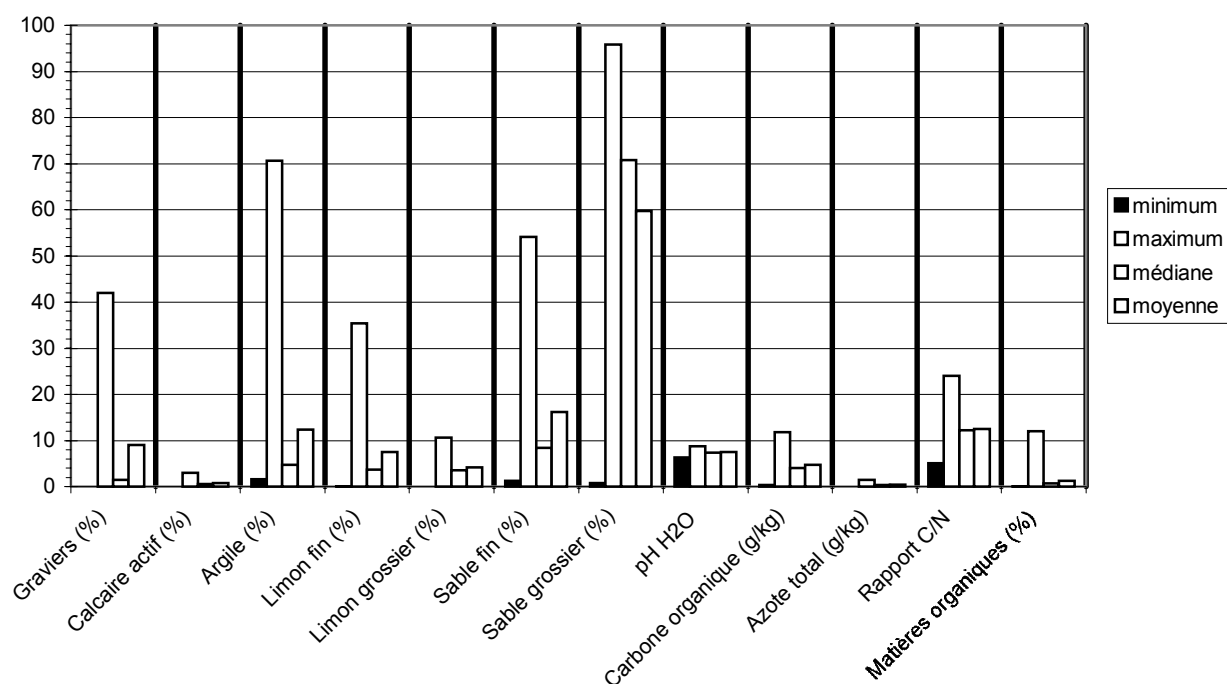


Figure 29 – Caractérisation physico-chimique du substrat (horizon inférieur) : valeurs statistiques pour 21 échantillons

5.1.2.1.2 Caractères physico-chimiques du substrat en fonction de la profondeur

Comme rappelé précédemment, les substrats ne sont pas homogènes, ils sont constitués d'horizons pour lesquels la texture et la teneur en matière organique varie. Dans le lit endigué, la texture a tendance à devenir plus grossière avec la profondeur (mise en évidence d'anciens chenaux, grèves, atterrissements). La matière organique morte est drainée vers le bas, mais elle devient très peu abondante en dessous de la nappe racinaire des plantes herbacées. Cette variabilité (illustrée pour quelques communautés végétales : fig. 30 à 33) dans la composition physico-chimique du substrat est une bonne représentation des « strates » du compartiment hypogé de l'hydrosystème, qui sont sources de biodiversité (cf. § 3.4.2.3.1).

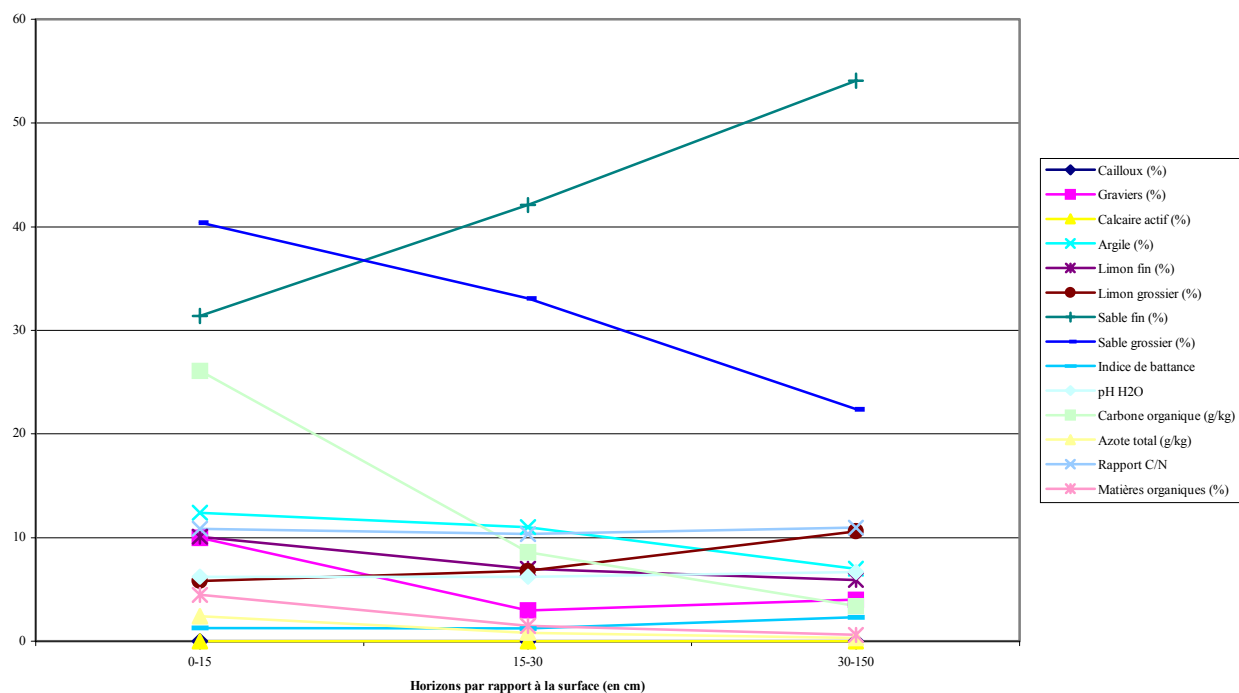


Figure 30 – Variabilité des caractères physico-chimiques du substrat en fonction de la profondeur : cas d'une frêne-ormeau au Bec d'Allier

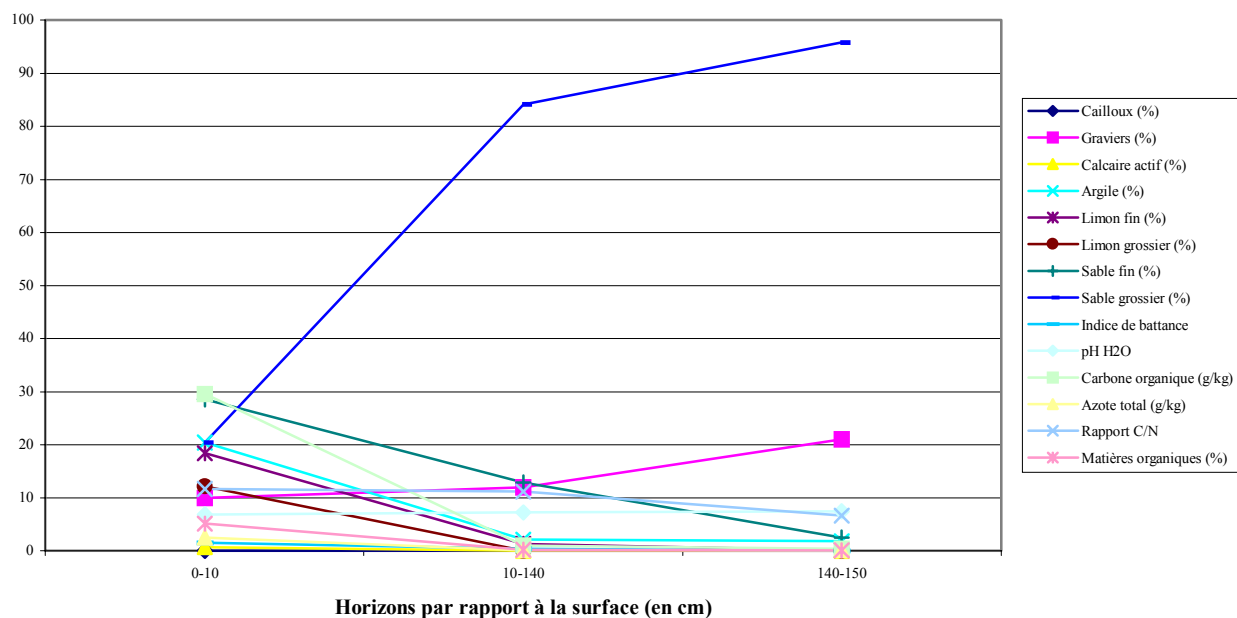


Figure 31 – Variabilité des caractères physico-chimiques du substrat en fonction de la profondeur : cas d'une saulaie-peupleraie à *Populus nigra* L. dominant au Bec d'Allier

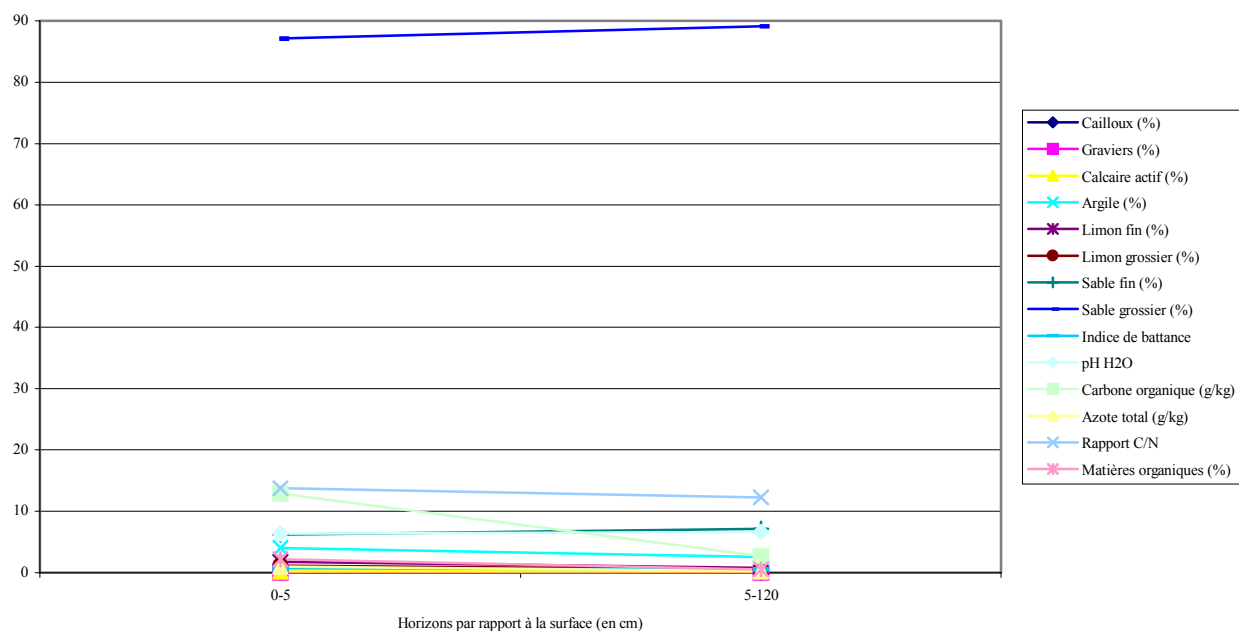


Figure 32 – Variabilité des caractères physico-chimiques du substrat en fonction de la profondeur : cas d'une pelouse xérophile à *Corynephorus canescens* (L.) P. Beauv. à Bertignolles (Savigny-en-Véron, Indre-et-Loire)

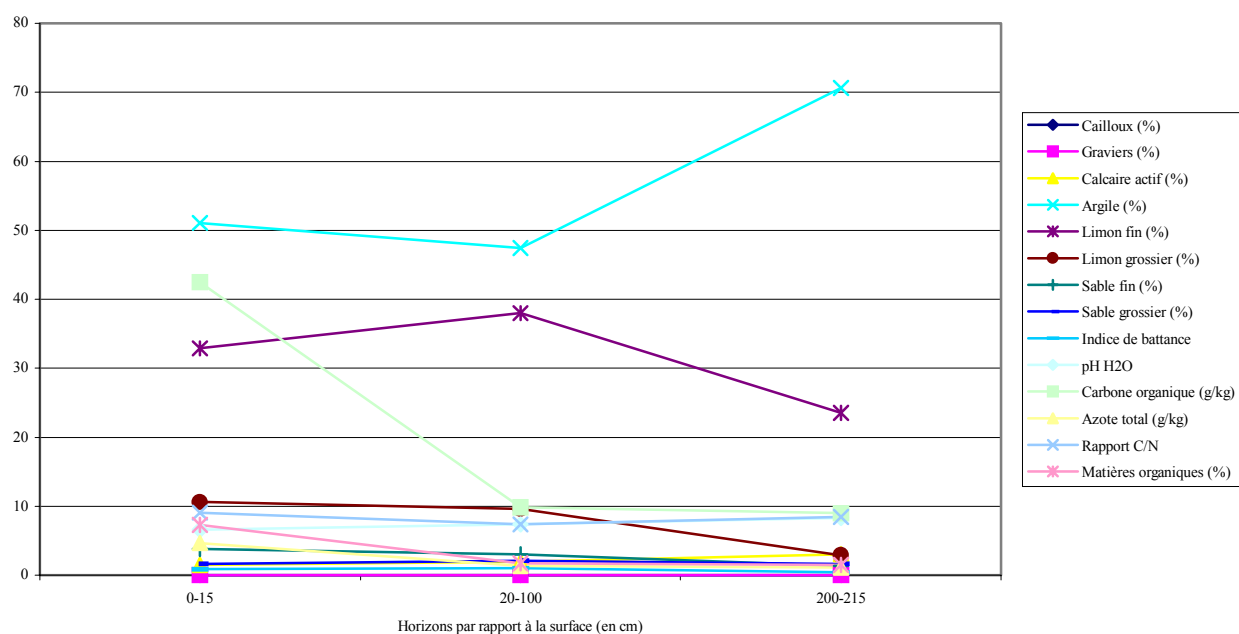


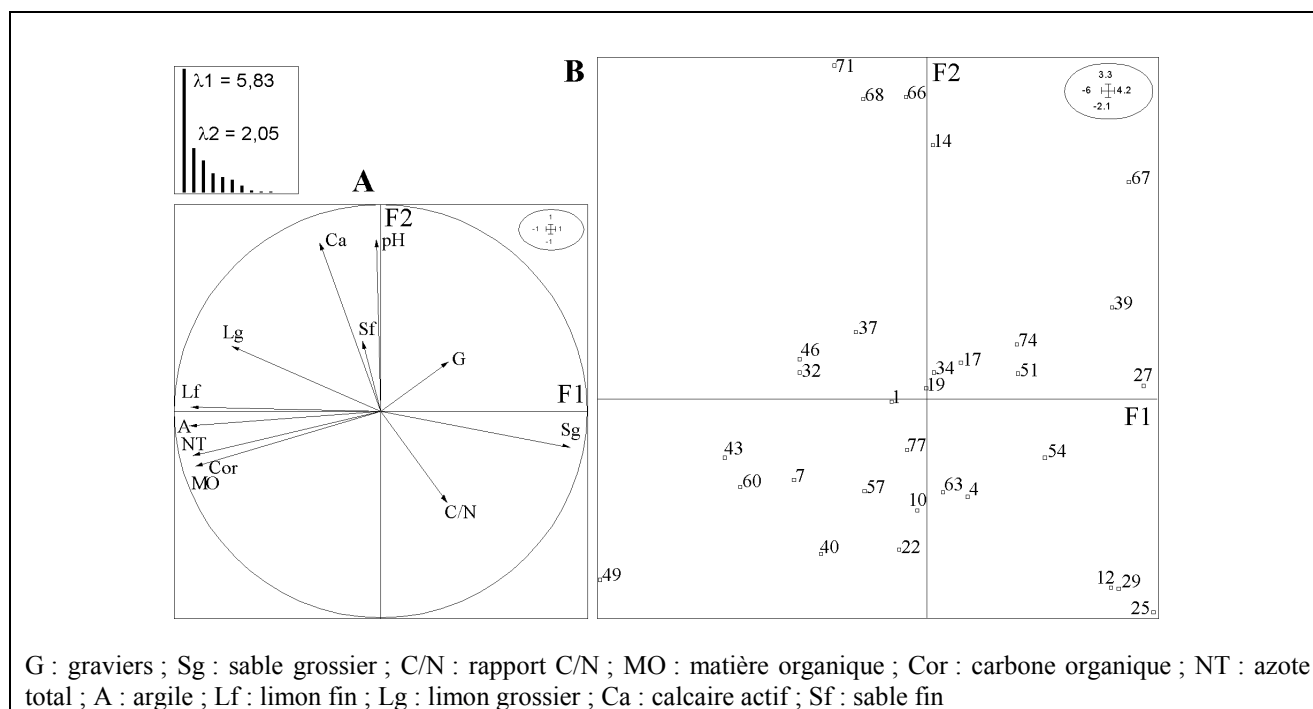
Figure 33 – Variabilité des caractères physico-chimiques du substrat en fonction de la profondeur : cas d'une prairie mésohygrophile du *Bromion racemosi* à *Fritillaria meleagris* L.

5.1.2.1.3 Caractérisation statistique des résultats d'analyse

Afin de mieux cerner les différences observées dans la composition physico-chimique des substrats, les résultats des analyses ont fait l'objet d'une Analyse en Composantes Principales (ACP) normée. Bien que chaque horizon ait son importance puisque les espèces ligneuses en explorent plusieurs, jusqu'aux niveaux les plus bas afin de bénéficier des remontées capillaires depuis la nappe phréatique (pendant la période sèche), on focalisera l'analyse sur l'horizon de surface. De plus, cet horizon (considéré selon une acception large) conditionne pour une large part au moins les plantes herbacées, et malgré l'hétérogénéité évoquée précédemment, il constitue néanmoins une synthèse des conditions générales du substrat.

La figure 34-A montre le cercle de corrélation des paramètres analysés (à l'exclusion des éléments nutritifs simples). Cette figure indique que l'axe F1 est fortement corrélé négativement par les limons fins et l'argile (et de façon un peu moindre par la matière organique et ses composantes carbonée et azotée). Le sable grossier, quant à lui, caractérise positivement cet axe. Les échantillons (fig. 34-B) sont effectivement disposés selon ce gradient textural, avec les milieux les plus sableux et les plus pauvres en matière organique vers la droite (pelouses xérophiles, forêts de bois tendres en secteurs dynamiques) et vers la gauche, les milieux argileux du val et peu dynamiques, qui conservent la matière organique, parfois avec une litière (boisements à frênes et aulnes, prairies mésohygrophiles).

L'axe F2 porte une information moindre (valeur propre environ 2,5 fois inférieure), mais il est assez bien corrélé positivement par le pH (dans une moindre mesure, le calcaire actif). Bien que ce pH ne varie pas de façon majeure dans les différentes communautés de l'hydrosystème, où il est généralement compris entre 7 et 8, le simple fait qu'il soit légèrement acide suffit à discriminer certaines communautés comme indiqué dans le paragraphe 5.1.2.1.1.



A : cercle de corrélation des variables édaphiques

B : plan factoriel des échantillons de sols (annexe 4-A)

Figure 34 – Analyse en Composantes Principales sur les échantillons de sols (horizon de surface)

5.1.2.2 Approche par évaluation de la texture sur le terrain

L'évaluation d'une texture visuelle sur le terrain pour l'horizon de surface (ou les horizons superficiels) est apparue assez aisée. Les résultats de ces évaluations sont consignés dans le tableau des caractéristiques des relevés phytoécologiques (annexe 4-A). La codification suivante a été utilisée :

- A : argile
- L : limons
- S : sables
- g : graviers
- G : galets
- E : enrochements

L'ordre des termes de cette codification fait référence à une teneur paraissant décroissante de chaque élément textural. Évidemment, cette approche fait ressortir que la très grande majorité des substrats sont sableux. On a pu vérifier grâce aux analyses granulométriques pratiquées en laboratoire, que cette méthode rapide était globalement valide.

5.1.3 LA VARIABILITE SPATIALE DE LA QUALITE DES EAUX

Cette approche sur la qualité de l'eau ne se veut donc qu'une exploration de la variabilité spatiale de la qualité de l'eau dans les différents sous-systèmes aquatiques de l'hydrosystème. La localisation des prélèvements (fig. 10, 13 & 15) et les résultats des analyses sont consignés en annexe 8. Les résultats ci-dessous sont présentés en fonction des sites étudiés. Ils permettent, notamment au Bec d'Allier, la mise en évidence d'un double gradient :

- longitudinal (amont/aval) le long des bras morts ou secondaires),
- transversal en fonction de la topographie du sens d'écoulement des nappes, notamment depuis les coteaux.

5.1.3.1 Site du Bec d'Allier

5.1.3.1.1 Résultats obtenus au printemps 2000

Les prélèvements ont été réalisés le 12 mai 2000. Les débits étaient de 174 m³/s, 172 m³/s respectivement pour la Loire et l'Allier, soient des débits proches du module, tant en amont qu'en aval du Bec d'Allier. Pour cette campagne d'échantillonnage, les niveaux d'eau étaient optimaux dans la mesure où ils ne permettaient qu'une alimentation très superficielle du bras le plus en rive gauche à l'ouest des îles de Marzy (Rio de l'île aux Presles). Ce bras comporte également des boires davantage isolées. De plus, les prélèvements ont été effectués pendant la période la plus active de végétation.

Les résultats obtenus font apparaître une conductivité moyenne une fois et demie plus forte (soit environ 260-300 µS/cm contre 170 µS/cm) dans les eaux de la nappe ou dans les annexes hydrauliques situées le plus à l'aval du système étudié (Rio de l'île aux Presles). On observe un phénomène analogue pour les concentrations en bicarbonates doubles par rapport aux eaux du chenal principal ; et un écart comparable pour le calcium. Ces résultats vont dans le même sens que ceux observés dans le cadre de l'étude du Programme National de Recherche sur les Zones

Humides (Gautier *et al.*, 2000). Ce phénomène montre que ces annexes hydrauliques sont alimentées par la nappe alluviale et que d'autre part celle-ci draine probablement, à cette période, la nappe du plateau calcaire adjacent en rive gauche.

Les eaux de surface des chenaux principaux de la Loire et de l'Allier font apparaître des teneurs en nitrates comprises entre 6 et 9 mg/l, ce qui est conforme aux données normalement enregistrées. Dans le plan d'eau situé au niveau des anciennes sablières (échantillon n° 3), la concentration n'est que de 1 mg/l, compte tenu d'eaux stagnantes qui permettent le développement du phytoplancton. En effet la teneur en chlorophylle est doublée par rapport à la Loire, alors que les matières en suspension sont 4 à 5 fois plus faibles, grâce à la décantation en eaux stagnantes, et ce, malgré le développement du phytoplancton.

En revanche, à l'exception de l'échantillon n° 5, les concentrations en nitrates sont plus faibles (de 1 à 5 mg/l) dans la nappe alluviale ou dans les annexes hydrauliques en aval du système. Une mesure (échantillon n° 2) montre que la photosynthèse d'origine phytoplanctonique reste faible. Par conséquent, la réduction des concentrations en nitrates est probablement due à l'action conjuguée des microorganismes (bactéries) au niveau des sables et des végétaux supérieurs (phalaridaies, saulaies peupleraies pour l'essentiel ainsi que quelques communautés amphibiens sur de faibles surfaces) qui bordent ce bras peu actif du Rio de l'Île aux Presles. Cet abattement en nitrates pourrait venir de la dilution apportée par le drainage éventuel de la nappe de coteau. Mais cette hypothèse est infirmée par l'échantillon n° 5 où la concentration est de 31 mg/l. Ce prélèvement se trouve à l'écart des annexes hydrauliques, dans la lisière de la forêt alluviale de bois durs, en bordure d'un champ de grandes cultures. Une telle concentration est à mettre sur le compte des apports d'engrais qui y sont pratiqués, mais aussi à la faible réduction des concentrations en nitrates à cette période où les cultures prélèvent encore peu d'azote nécessaire à leur croissance. Avec cette observation, on illustre bien le gradient transversal évoqué plus haut. L'échantillon n° 6 prélevé dans la nappe en contrebas de la même forêt de bois durs (à environ 60 m de distance) fait apparaître une concentration de 1 mg/l. On peut admettre que c'est cette forêt de bois durs qui «épurerait» les eaux de la nappe. Aucun prélèvement d'eau n'a été effectué par nos soins au niveau des champs de grande culture. Cependant, les mesures effectuées (PNRZH, Gautier *et al.*, 2000) dans les puits domestiques ou d'abreuvement de la plaine alluviale agricole font apparaître des teneurs qui atteignent souvent les 50 mg/l.

En ce qui concerne les orthophosphates, les concentrations sont de l'ordre de 0,3 mg/l dans les lits vifs de la Loire et de l'Allier. Au niveau de la nappe, ou dans l'ensemble des milieux annexes, les teneurs sont inférieures à 0,15 mg/l (seuil de détection). Sans pouvoir en juger l'ampleur exacte, il y aurait bien un abattement d'au moins de moitié de cette forme dissoute du phosphore, sans qu'il soit réellement possible de dire si ce phénomène est dû à une absorption végétale ou à une adsorption sur les colloïdes présents dans le sol.

5.1.3.1.2 Résultats obtenus à l'automne 2000

Les prélèvements ont été effectués le 23 octobre 2000 avec des débits 146 de m³/s et de 145 m³/s pour la Loire et l'Allier, alors que la végétation commence à entrer en repos.

Les valeurs concernant la conductivité, les bicarbonates et le calcium montrent les mêmes tendances qu'en mai.

Pour les concentrations en nitrates, les valeurs restent faibles tant dans le lit vif que dans la nappe ou les annexes hydrauliques (entre 1 et 6 mg/l). Mais les débits assez faibles par rapport au niveau de connexion des annexes ne nous permettent pas d'autres interprétations. En revanche, la boire à *Characeae* et *Ludwigia palustris* (L.) Elliott est particulièrement pauvre en nitrates

(< 1 mg/l). Cette observation confirme qu'il est nécessaire de maintenir déconnectées⁴³ les annexes hydrauliques où l'on observe une flore davantage oligotrophe. Toutefois, cette faible teneur en nitrates peut être également due aux développements végétaux.

5.1.3.2 Site de Montlouis/Loire

5.1.3.2.1 Résultats obtenus à l'automne 2000

Les prélèvements ont été réalisés le 23 octobre 2000 ; le débit de la Loire était d'environ 400 m³/s, soit un peu supérieur au module. La conductivité semble très variable dans l'espace, probablement à associer à la teneur en bicarbonates, mais on ne peut rien en conclure à cause du faible nombre d'échantillons.

Les concentrations en nitrates semblent plus importantes au niveau de la nappe ou des annexes hydrauliques (3 à 8 mg/l) par rapport au lit vif (2 mg/l). Ce phénomène pourrait s'expliquer partiellement par l'oxydation de la matière organique morte accumulée en fin d'été dans les annexes hydrauliques (en particulier, celles dominées par les jussies allochtones, fortes productrices de biomasse). On peut également l'expliquer par une concentration dans les annexes et l'effet de la minéralisation active des matières organiques qui atteindraient la nappe.

5.1.3.2.2 Résultats obtenus en décembre 2000

Les prélèvements ont été réalisés le 11 décembre 2000 ; le débit de la Loire était d'environ 550 m³/s, soit assez nettement au-dessus du module.

Les conductivités sont également très variables et il est difficile de fournir une hypothèse sans une étude plus approfondie.

Concernant les orthophosphates, les teneurs sont plus faibles dans les boires isolées ou la nappe éloignée du chenal principal. On peut émettre l'hypothèse d'une décantation des matières organiques et des fines qui ont pu piéger les orthophosphates.

5.1.3.3 Site de Bréhémont

5.1.3.3.1 Résultats obtenus au printemps 2000

La première campagne de prélèvements a été réalisée le 31 mai 2000. Le débit de la Loire était de 270 m³/s et celui de l'Indre, de 8,6 m³/s, soient des débits équivalents à peu près à la moitié du module.

Les valeurs de conductivité des eaux du lit endigué vont de 310 (surface) à 532 µS/cm (nappe). Dans le val, elles varient de 509 (Indre) à 859 µS/cm (nappe près du Vieux Cher). Il semble que de tels écarts soient à relier aux bicarbonates, mais également aux minéraux produits par l'oxydation de la matière organique (oxydabilité de près de 30 mg/l pour la nappe du Vieux Cher).

Dans les eaux de surface du lit endigué de la Loire, les concentrations en nitrates paraissent beaucoup plus faibles dans le bras déconnecté (1 mg/l) que dans le lit vif (15 mg/l). Là encore, l'activité phytoplanctonique n'est pas d'une importance majeure dans la mesure où la chlorophylle a est presque 10 fois moins concentrée dans le bras déconnecté. On peut toutefois soupçonner une désoxygénation et un accroissement en ammonium, comme c'est le cas pour l'échantillon n° 15.

⁴³ en dehors des périodes de crue

Dans le val, les eaux de surface de l'Indre sont assez fortement chargées en nitrates (28 mg/l). Au niveau de la nappe du Vieux Cher (sous une frênaie fraîche bordée par des prairies hygrophiles et des végétations amphibies sur un substrat limono-argileux), la concentration est inférieure à 0,5 mg/l (seuil de détection). Il semble que de tels milieux (ripisylves, communautés herbacées) en milieu asphyxiant jusqu'au printemps (anoxie permettant la réduction des formes oxydées de l'azote) soient favorables à la réduction des nitrates. On observe le phénomène inverse pour les orthophosphates : ils sont plus concentrés dans les eaux de nappe.

5.1.3.3.2 Résultats obtenus en décembre 2000

Les prélèvements des échantillons ont été effectués le 11 décembre 2000. Le débit de la Loire était de 807 m³/s et de l'Indre de 25 m³/s, soit un débit atteint ou dépassé en moyenne 2 mois par an pour la Loire. A ce débit, tous les bras et les boires du lit endigué sont connectés au chenal principal ; en revanche, le val n'est pas inondé.

Dans le lit endigué, on remarque une fois encore que les eaux de surface de la Loire sont moins minéralisées que dans la nappe (environ 370 contre 475 µS/cm). Dans le val, les valeurs de conductivité sont en général plus fortes dans les eaux de nappe (jusqu'à 1006 µS/cm sous une peupleraie plantée, pourtant non fertilisée à notre connaissance).

Dans le lit endigué, les eaux de surface sont assez fortement chargées en nitrates (23-24 mg/l), ce qui est logique et à mettre en relation avec la saison hivernale et les débits (peu de consommation par la biomasse algale et lessivage des bassins versants après un épisode pluvieux). *A contrario*, dans la nappe sous la forêt dense de bois tendres (échantillon n° 29), la concentration n'est que de 2 mg/l, soit un résultat opposé à celui observé en mai (échantillon n° 17). En bordure immédiate du bras secondaire, alors que la végétation ligneuse est très clairsemée (échantillon n° 30), la nappe est chargée par 19 mg/l de nitrates. On constate donc une certaine « épuration » de la nappe vis-à-vis des nitrates, dès lors qu'elle est située à quelques dizaines de mètres des eaux de surface d'un chenal actif. En revanche, au niveau des orthophosphates, on ne constate pas les mêmes résultats : au contraire, ils semblent légèrement plus concentrés dans la nappe, mais ils restent finalement partout assez peu importants (< 1 mg/l).

Dans le val, les eaux de surface de l'Indre sont assez chargées en nitrates (25 mg/l), alors que dans la nappe ou les annexes hydrauliques uniquement alimentées par la nappe, les concentrations ne dépassent pas 5 mg/l ou sont même inférieures à 1 mg/l (échantillon n° 33) au niveau d'une ripisylve du Vieux Cher au même endroit que le prélèvement effectué au printemps (n° 14). On peut émettre les mêmes hypothèses sur cette réduction des nitrates en milieu anoxique, mais il faut surtout l'attribuer à l'activité bactériologique. L'Indre est assez chargée en orthophosphates (1,72 mg/l). Dans les eaux de nappe, les concentrations sont assez variables (de 0,43 à 2,85 mg/l) et on ne peut en tirer aucun enseignement significatif.

5.1.3.4 Synthèse sur la variabilité spatiale de la qualité des eaux

Il est important de rappeler ici que les résultats obtenus ici doivent être considérés avec beaucoup de précautions compte tenu des limites déjà énoncées (cf. § 4.3.3.4). On peut néanmoins tirer quelques hypothèses de fonctionnement qui resteraient à vérifier avec une intensité d'échantillonnage accrue.

En premier lieu, on constate une très grande variabilité temporelle et surtout spatiale des caractéristiques physico-chimiques au sein d'un même site de l'hydrosystème. Des recherches beaucoup plus complètes ont été réalisées, par exemple, sur la rivière Ain (Bornette *et al.*, 1998) : elles ont permis de mettre en évidence une grande variabilité spatiale des communautés aquatiques

en fonction des caractéristiques physico-chimiques de l'eau et du fonctionnement des différentes annexes hydrauliques sous le contrôle de la dynamique fluviale.

Ces observations mettent en avant la grande diversité fonctionnelle et des habitats des sous-systèmes aquatiques, comme l'a souligné Bacchi (2000), notamment vis-à-vis des invertébrés benthiques. Elle montre également l'insuffisance des prélèvements dans le seul chenal principal pour juger de la qualité globale de l'eau au sein d'un hydrosystème aussi complexe.

Les échanges entre les eaux de surface (du lit vif de la Loire ou des affluents éventuels dans les vals) et la nappe alluviale semblent complexes, en considérant uniquement la minéralisation globale de l'eau. Cette complexité s'explique par les phénomènes de recharge ou de drainage de la nappe en fonction du débit, de l'hétérogénéité des substrats et de la topographie, mais également des échanges possibles avec les nappes de coteaux (au Bec d'Allier en particulier). De tels résultats sont néanmoins semblables à ceux obtenus par les géochimistes (Grosbois, 1998 ; Gautier *et al.*, 2000).

En ce qui concerne les nitrates, il apparaît globalement que la végétation du lit mineur (saulaie-peupleraie, phalaridaies et éventuellement les communautés amphibies) semble participer à leur réduction, d'autant plus que l'on se situe à l'écart du lit vif (boires isolées) ou à l'aval d'une alimentation d'un bras (Bec d'Allier). Nous ne pouvons pas évaluer quelle est la part due à l'activité bactérienne seule, mais celle-ci serait de toute façon réduite s'il n'y avait pas de plantes (en particulier des arbres) car les bactéries ou les champignons sont souvent associés sous forme de symbiose ou de mycorhizes (Pinay, 1986). En principe, la dénitrification est plus active en hiver, lors du repos de la végétation, car les bactéries profitent notamment de la décomposition des litières ou des exsudats racinaires pour l'alimentation en éléments carbonés (Pinay, 1986). Dans le lit endigué de la Loire (anoxie peu fréquente), on constate des dénitrifications en toutes saisons, et les concentrations en nitrates dans les nappes sont assez constantes au cours de l'année. Mais la dénitrification est probablement plus active en hiver car les flux de nitrates sont plus forts dans les eaux courantes à cette période. L'ensemble bactéries-végétation supérieure du lit endigué et sédiments contribuerait donc bien à l'épuration des nitrates comme cela a été constaté sur d'autres systèmes fluviaux en France (Pinay, 1986 ; Sanchez-Pérez *et al.*, 1991 ; Ruffinioni, 1994). Nous constatons un phénomène analogue et peut-être renforcé dans le val compte tenu des conditions hydromorphes et anoxiques plus importantes, bien qu'il faille se garder de conclusion trop hâtive. Par ailleurs, le val, à la différence du lit endigué, n'est pas balayé par des crues à forte énergie et constitue ainsi une sorte de filtre sélectif notamment vis-à-vis de l'azote et des matières en suspension (en période de crue). Cette partie le l'hydrosystème assure donc une forte rétention à cet égard, comme on a pu le constater sur des zones humides de l'Adour (Brunet & Astin, 2000) ou encore dans le bassin de la Seine (Fustec *et al.*, 1998). Enfin, les communautés de bois durs (frênaie-ormie à *Quercus robur* L. au Bec d'Allier) semblent contribuer de manière forte à la réduction des nitrates, à l'instar de ce qui a été observé dans la plaine alluviale du Rhin (Sanchez-Pérez *et al.*, 1991).

Quant, aux orthophosphates, les résultats obtenus sont très variables et ne permettent pas d'émettre des hypothèses fiables.

En conclusion, ces résultats qui restent modestes, invitent à poursuivre et à développer des recherches approfondies dans ce sens. Il est en effet nécessaire d'évaluer avec le plus de précision possible l'évolution de la qualité de l'eau dans l'ensemble des sous-systèmes aquatiques et d'étudier la contribution quantitative de la végétation par rapport aux phénomènes d'épuration ou de rétention. Le petit réseau de piézomètres installé au cours de ce travail sera conservé et pourra être utilisé dans le cadre de recherches ultérieures.

5.2 ANALYSE DE LA VEGETATION

Les relevés phytoécologiques réalisés sont consignés dans les annexes suivantes :

- annexe 4-A : caractéristiques générales des relevés
- annexe 4-B : fréquence et recouvrement moyen des espèces rencontrées dans les relevés
- annexe 4-C : tableaux bruts des relevés classés par unités syntaxonomiques

5.2.1 DIVERSITE

Le nombre de relevés phytoécologiques (400) pourra paraître un peu faible face à l'ampleur de la portion de Loire étudiée, mais ils permettent néanmoins d'avoir une bonne approche des principales communautés végétales que l'on rencontre dans l'hydrosystème. Dans ces relevés, on dénombre 520 taxons. Les indices de diversité (tab. 13) ont été calculés pour l'ensemble des relevés et pour certains groupements végétaux.

	nombre total de taxons	nombre de relevés	richesse			indice de Shannon			équitabilité		
			min.	max.	moy.	min.	max.	moy.	min.	max.	moy.
ensemble des relevés	520	397	1	42	16	0,7	3,7	2,8	0,19	1	0,75
relevés des forêts de bois durs del' <i>Ulmo-Fraxinetum</i> <i>angustifoliae</i>	180	80	6	32	19	1,9	3,5	2,9	0,6	1	0,87
relevés des forêts de bois tendres du <i>Salicion albae</i>	215	63	2	31	15	1,1	3,5	2,7	0,35	1	0,8
relevés des communautés des grèves du <i>Chenopodion rubri</i>	114	34	6	27	18	1,95	3,3	2,9	0,6	1	0,9

Tableau 13 – Indices de diversité calculés pour l'ensemble des relevés phytoécologiques et pour des groupements végétaux particuliers

Les forêts alluviales ont été très étudiées en Europe. Ainsi sur le Rhin, l'association la plus riche en espèces ligneuses est la chênaie-ormie (*Quercus-Ulmum minoris*), riveraine des grands fleuves pro-alpins, du moins dans la partie supérieure de l'hydrosystème. Dans ses sous-associations les plus complexes et les plus riches, le total des espèces végétales est de 63 pour 25 espèces ligneuses, la richesse moyenne est de 31,2 pour 0,1 ha; l'indice de Shannon de 3,4 (Carbiener, 1970 ; Schnitzler, 1988 ; Schnitzler, 1994). L'association rhénane est à rapprocher de l'association affine ligérienne (*Ulmo-Fraxinetum angustifoliae*). On constate une richesse moyenne nettement plus faible (19 espèces, mais pour des relevés d'une surface plus faible, de l'ordre de 0,04 ha). L'indice de Shannon moyen est également plus modeste (2,9). Cette richesse de la forêt rhénane s'explique notamment par le fait qu'elle est enrichie en espèces médio-européennes et en espèces des étages montagnards ou submontagnards qui descendent dans les piémonts de ces fleuves et au-delà, et compte tenu du régime hydrologique très différent de celui de la Loire. Ces différences de richesse spécifique sont également dues à la nature du substrat (nettement plus pauvre en calcaire actif, calcium et magnésium que sur le Rhin ou le Rhône), une dynamique fluviale (processus géomorphologiques et sédimentaires), des battements de nappe et de lignes d'eaux, des stress hydriques par défaut ou par excès plus forts sur la Loire (Schnitzler, 1996). En outre, on illustre de cette manière les conséquences de la haute fragmentation des forêts de bois durs ligériennes. Ces indices de diversité sont proches de ceux obtenus sur le Danube en amont de

Vienne, où les similitudes avec le Rhin sont fortes. En ce qui concerne les indices de diversité des forêts alluviales de fleuves comme le Rhône⁴⁴ ou le Pô, on ne peut guère calculer actuellement des indices de diversité dans la mesure où ces forêts ont été très dégradées ou ont presque totalement disparu à l'issue des aménagements lourds pratiqués au cours du XX^e siècle. Il est néanmoins probable que la diversité fût plus haute encore, en raison de la bonne représentation des cortèges d'espèces méditerranéennes.

Paradoxalement, le nombre total de taxons rencontrés dans l'ensemble des relevés de l'association (180) est très important, dans la mesure où beaucoup d'espèces proviennent des ourlets ou sont issues de « l'irradiation » depuis les nombreux groupements voisins. Par ailleurs, les surfaces souvent modestes des forêts de bois durs de la Loire favorisent les écotones, mais empêchent à la matrice forestière de s'exprimer pleinement. De cette manière, on montre une nouvelle fois les conséquences de la fragmentation artificielle des forêts alluviales européennes, qui modifie la diversité dans des proportions inconnues et favorise les cortèges d'espèces exotiques naturalisées.

Concernant les forêts de bois tendres du *Salicion albae*, le nombre cumulé de taxons est également très important (215), pour les mêmes raisons que précédemment. Les espaces où se développent ces saulaies-peupleraies appartiennent au lit mineur du fleuve et sont donc soumis à de fréquentes perturbations sur des substrats bien alimentés en nutriments. On vérifie ainsi le modèle de Ward *et al.*, 1999. Cette observation se confirme également pour les groupements des grèves : le *Chenopodion rubri* représente une alliance parmi les 17 reconnues (annexe 10).

5.2.2 ANALYSE QUALITATIVE DES RELEVÉS PHYTOÉCOLOGIQUES PAR L'APPROCHE STATISTIQUE (AFC)

Une Analyse Factorielle des Correspondances a été pratiquée sur l'ensemble des relevés phytoécologiques réalisés entre Digoin et Saumur. Les taxons ont été codés en présence/absence et en valeur médiane de recouvrement (cf. § 4.5.2) : à ce niveau, on ne constate pas de différence majeure dans la structure globale de l'AFC. Toutefois, les espèces à caractère colonial ou clonal ont tendance à acquérir un « poids » plus important qui peuvent accentuer exagérément certains aspects du nuage de points. Par conséquent, la représentation graphique de l'AFC n'a été faite qu'en présence/absence (fig. 35-A & 35-B). Néanmoins, il a été nécessaire d'éliminer 4 relevés de l'analyse dans la mesure où leur caractère atypique ou très faiblement échantillonné perturbait complètement la structure de l'AFC (exemple d'un relevé avec *Characeae*).

Les plans factoriels F1/F2 montrent du bas à gauche vers le haut à droite, une structure arquée (fig. 35-C), tant pour les relevés que pour les espèces, correspondant à un « effet Guttman » qui indique une relation entre les informations portées par les deux axes F1 et F2. Selon cet arc, on progresse nettement des espèces et communautés végétales aquatiques ou très hygrophiles vers les espèces et communautés xérophiles sur sables, le tout en conditions héliophiles. En revanche, le nuage de points est également caractérisé par une « pointe » prononcée en bas à droite qui correspond aux relevés des communautés forestières et aux espèces sciaphiles. Cette structure du nuage de points est assez semblable à celle obtenue précédemment avec un nombre plus faible de relevés (Cornier, 1997). L'observation des autres plans factoriels (notamment F1/F3 ou F2/F3) n'apporte pas d'information décisive. Le gradient hydrique n'est donc pas porté par un seul axe factoriel, mais résulte d'une combinaison de facteurs, liés par exemple à la texture du substrat, ou

⁴⁴ Il subsiste toutefois une forêt de bois durs (partiellement dégradée) en aval de Lyon au niveau de la réserve naturelle de la Platière (Pont, 1987) ; les forêts les plus « évoluées » correspondent à des peupleraies blanches du *Populetum albae* (Maman, 1985). Il en existe également sur le Haut-Rhône, favorisées par les aménagements hydroélectriques aux détriments des forêts de bois tendres. Ces forêts sont assez jeunes et elles sont banalisées par l'arrivée d'espèces collinéennes (G. Pautou, com. pers.).

encore à l'éloignement par rapport aux chenaux actifs. Par conséquent, il s'avère nécessaire de pratiquer des analyses discriminantes (analyse inter-classe) afin de confirmer cette première approche (cf. § 5.3.1). Une observation un peu plus fine permet de distinguer les communautés végétales suivantes (fig. 35-C) :

- 1 - communautés aquatiques et amphiphytes des *Potametea pectinati*, *Lemnetea minoris*, etc.
- 2 - communautés d'hélophytes : surtout *Phragmiti australis-Magnocaricetea elatae*, mais également les groupements du *Bidention tripartitae*
- 3 - communautés des grèves limono-sableuses hygrophiles : *Nanocyperion flavescens*
- 4a - communautés des grèves sableuses hygrophiles : *Chenopodion rubri* de bas niveau
- 4b - communautés des grèves sableuses mésohygrophiles à mésophiles : *Chenopodion rubri* de haut niveau
- 5 - communautés vernaies prairiales hygrophiles (ex. *Myosuro minimi-Ranunculetum sardoii*)
- 6 - friches herbacées héliophiles mésophiles rudérales sur sables : surtout du *Dauco carotae-Melilotion albi* ou du *Sisymbrium officinalis*
- 7 - phalaridaies et magnocariçaies frangeantes des *Phragmiti australis-Magnocaricetea elatae*
- 8 - saulaies buissonnantes du *Salicion triandrae*
- 9 - saulaies arborescentes du *Salicion albae*
- 10 - aulnaies, communautés forestières « marécageuses » du val du *Salicion cinereae* ou de l'*Alnenion glutinoso-incanae*
- 11 - saulaies-peupleraies ou peupleraies à *Populus nigra* L. du *Salici albae-Populetum* ou du *Ligustro vulgaris-Populetum nigrae*
- 12 - communautés forestières intermédiaires bois durs/bois tendres : *Ulmenion minoris* / *Salicion albae*
- 13 - frênaies-ormaies de l'*Ulmenion minoris* (essentiellement de l'*Ulmo-Fraxinetum angustifoliae*)
- 13a - communautés forestières à caractère collinéen marqué des *Fagetalia sylvaticae*
- 14 - communautés d'ourlets mésophiles du lit majeur (*Arction lappae*, *Glechometalia hederaceae*, *Sisymbrium officinalis*)
- 15 - prairies mésophiles des *Arrhenatheretea elatioris* à *Arrhenatherum elatius* (L.) P. Beauv. ex J. & C. Presl ou à *Elytrigia* sp.
- 16a - prairies mésohygrophiles du *Bromion racemosi*
- 16b - prairies mésohygrophiles de l'*Arrhenatherion elatioris*
- 17 - prairies, mégaphorbaies⁴⁵ et ourlets hygrophiles des *Filipendulo ulmariae-Convolvuletea sepium*
- 18 - friches herbacées héliophiles mésoxérophiles rudérales sur sables et graviers du *Dauco carotae-Melilotion albi*, des *Sisymbrietalia officinalis*, des *Chenopodietalia muralis*, du *Polygono arenastri-Coronopion squamati*
- 19 - prairies mésoxérophiles des *Arrhenatheretea elatioris*
- 20 - prairies xérophiles de l'*Arrhenatherion elatioris* à *Elytrigia campestris* (Godron & Gren.) Kerguelen et/ou *Elytrigia campestris x intermedia*
- 21 - pelouses et landines xérophiles du *Koelerio macranthae-Phleion phleoidis*, du *Corynephorion canescentis* ou du *Thero-Airion*

Comme cela est pratiqué en phytosociologie et afin d'affiner l'analyse au sein de chaque groupe identifié, nous aurions pu isoler les relevés correspondants et les traiter à part à l'aide d'une nouvelle AFC. Mais cette option comporte au moins deux biais sur le plan statistique :

⁴⁵ on préfère ce terme, plus cohérent que mégaphorbiaie (Descoings, 1997)

- les structures des nouvelles AFC réalisées ne tiennent pas compte de la structure globale de l'AFC initiale, d'où la négligence éventuelle de facteurs écologiques essentiels à l'échelle de l'hydrosystème,
- un nombre parfois insuffisant de relevés dans certains groupes permettant une expression statistique significative.

En conséquence, l'analyse fine (cf. § 6.1) est fournie grâce à la prise en compte des paramètres abiotiques (cf. § 5.3) et par la capacité de compréhension et d'expertise des « réalités de terrain » basée sur de nombreuses observations sur différents sites.

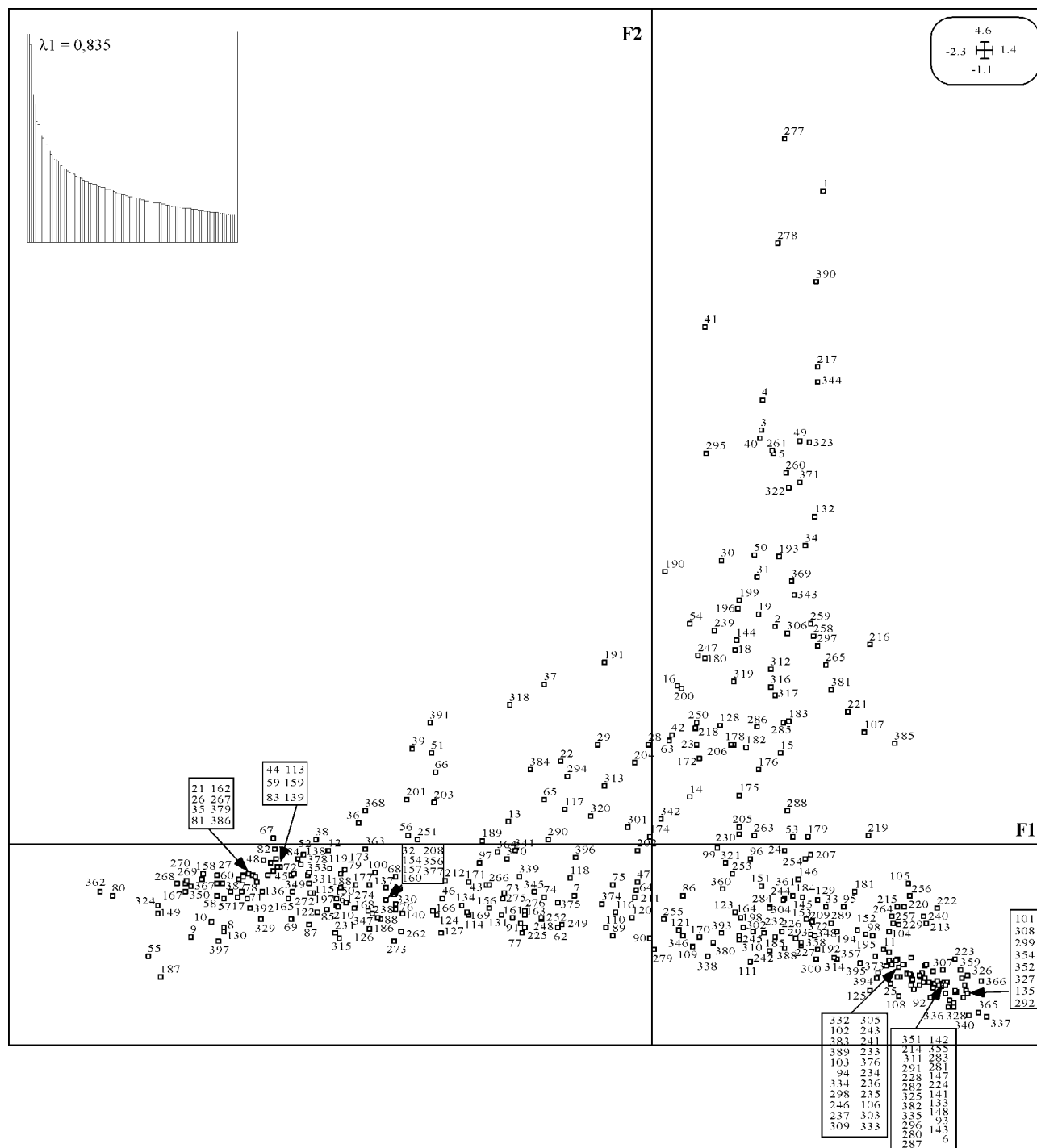


Figure 35-A – AFC globale sur l'ensemble des relevés phytocéologiques : distribution des relevés sur le plan factoriel F1-F2 (les numéros correspondent aux des relevés dont les caractéristiques sont mentionnées en annexe 4-A)

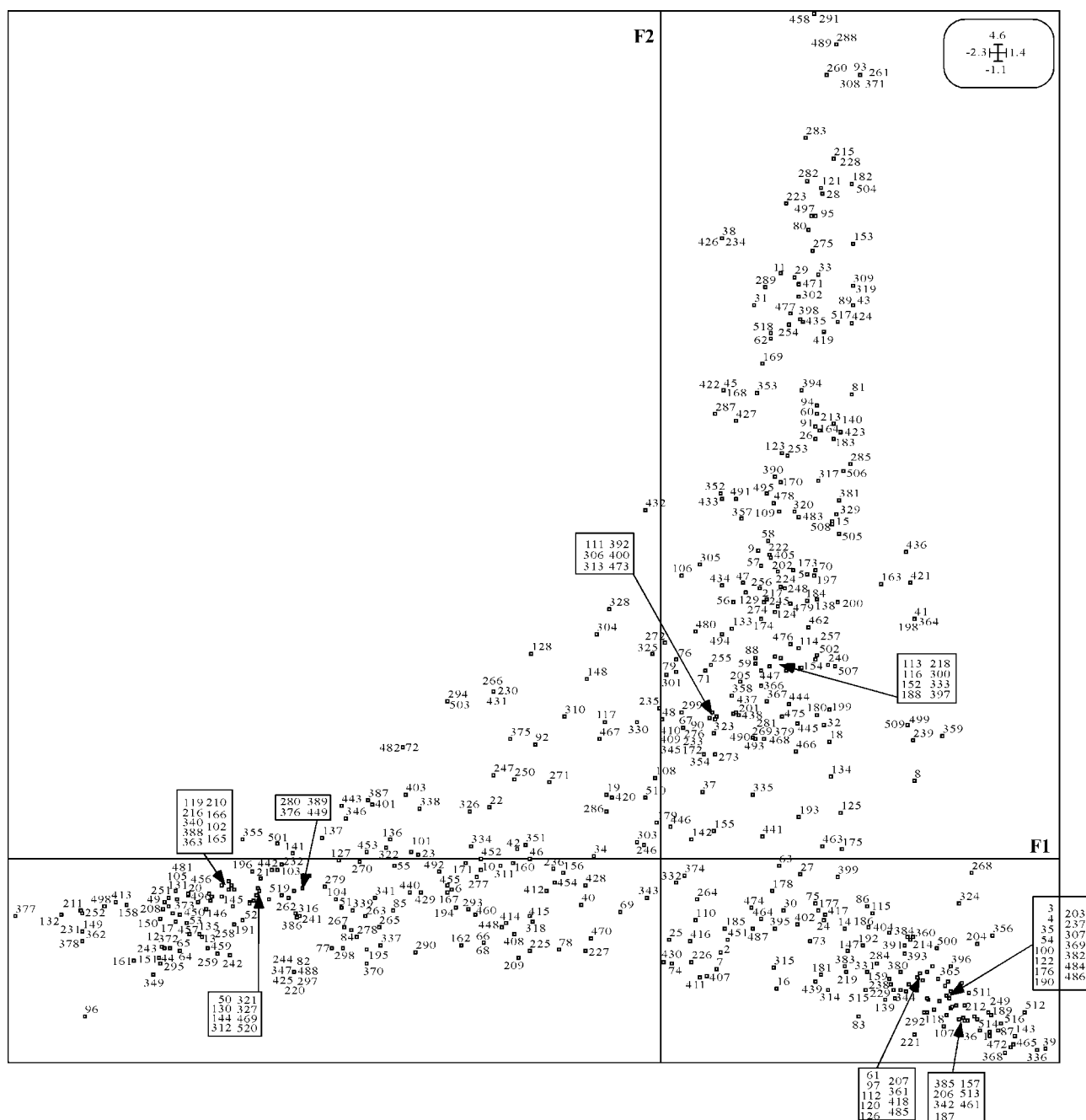


Figure 35-B – AFC globale sur l'ensemble des relevés phytocécologiques : distribution des espèces sur le plan factoriel F1-F2 (les numéros correspondent aux espèces dont les noms sont mentionnés dans l'encart à la fin du document)

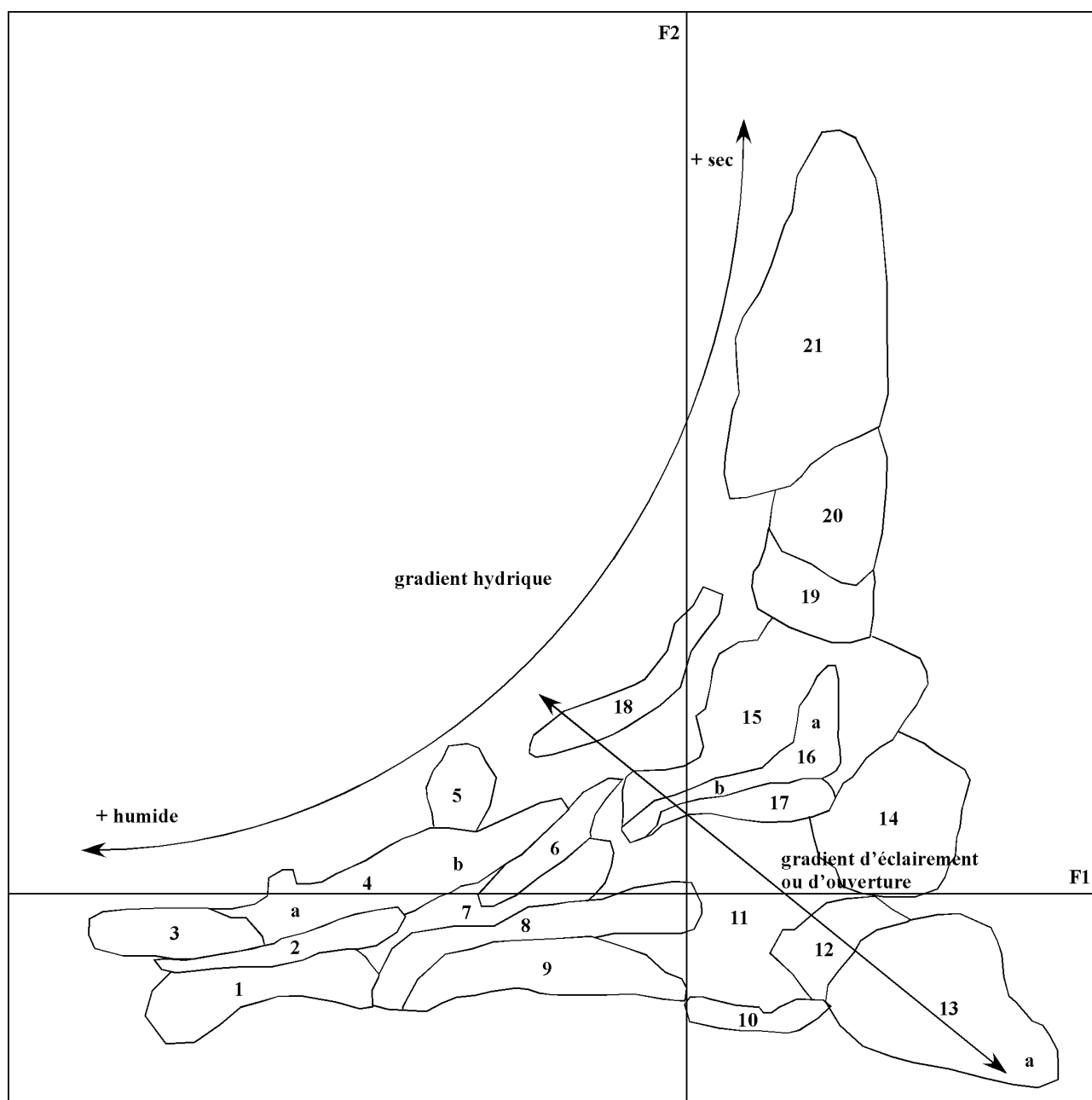


Figure 35-C – AFC globale sur l'ensemble des relevés phytocologiques : identification des groupes de relevés en communautés végétales (les numéros correspondent aux différentes communautés mentionnées plus haut)

5.2.3 REPRESENTATION DES COMMUNAUTES VEGETALES DANS L'ESPACE

5.2.3.1 Analyse par transect : mise en évidence des dimensions verticale et transversale de l'hydrosystème

La plupart des relevés phytocologiques ayant été réalisés sur des transects, et plus particulièrement, des profils en travers topographiques, on peut visualiser les différentes communautés végétales (légende en figure 36) en fonction des dimensions verticale et transversale de l'hydrosystème. Afin d'avoir une idée générale de l'organisation de la végétation dans le lit de la Loire, 5 transects sont présentés (fig. 37 à 41) sur les 35 réalisés : ils représentent la végétation du lit endigué (sauf pour le site de Digoin où le val est libre), vu de l'amont vers l'aval.

De l'analyse de ces figures, il ressort que les communautés forestières de bois durs n'apparaissent qu'au-dessus de la ligne d'eau correspondant aux débits classés dépassés 10 j/an (Dc10). C'est un modèle généralisable au moins à l'ensemble du lit endigué de la Loire moyenne. Cette limite est intéressante car elle permet de donner une limite facilement visible sur le terrain entre le lit mineur et le lit majeur. Bien sûr, il est toujours de trouver des stations pour lesquelles cette limite n'est pas valable, notamment à l'écart du lit vif de la Loire (substrats à texture plus fine ou présence d'affluents ou apports de nappes, etc.).

Par ailleurs, les transects sont nécessaires (à condition de bien pouvoir se repérer sur le terrain) pour localiser les relevés phytoécologiques qui serviront d'état de référence pour un suivi ultérieur de la végétation et pour pouvoir mieux apprécier les successions qui s'y déroulent.

















	Forêts de bois durs (frênaies-ormaies) avec <i>Quercus robur</i> L.
	Forêts de bois durs (frênaies-ormaies)
	Forêts de bois tendres (saulaies-peupleraies)
	Saulaies buissonnantes
	Friches arbustives, fourrés bas
	Fruticées
xxx	Pelouses xérophiles
	Prairies mésophiles à mésoxérophiles (<i>Arrhenatherion elatioris</i>)
	Prairies pâturées mésophiles (<i>Cynosurion cristati</i>)
	Prairies humides
	Magnocariçaies (du lit endigué ou du val)
	Phragmitaies
	Phalaridaies
	Mégaphorbaies
	Communautés des basses vaseuses du lit mineur du <i>Bidention tripartitae</i>
	Communautés annuelles des grèves (<i>Chenopodion rubri</i> et <i>Nanocyperion flavescens</i>)
	Communautés aquatiques ou amphibies
152	numéro du relevé phytoécologique

Figure 36 – Légende des transects phytoécologiques

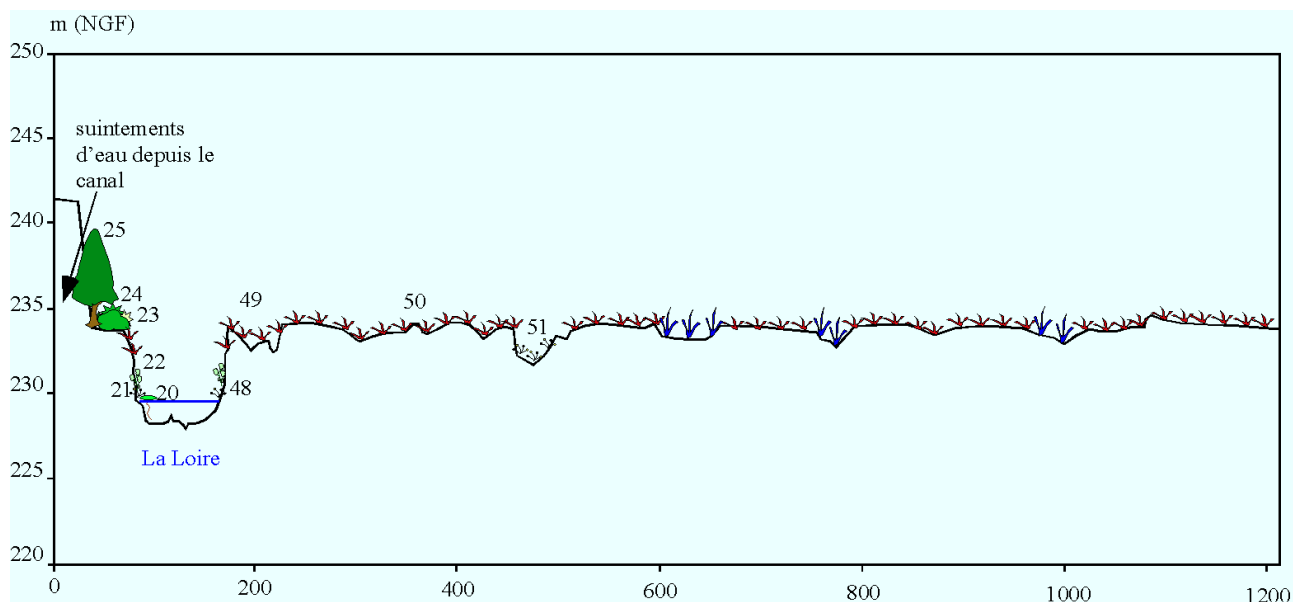


Figure 37 – Transect de végétation réalisé en amont de Digoin : communes de Chassenard, Allier et de L’Hôpital-le-Mercier, Saône-et-Loire (profil en travers topographique n° 41 réalisé en 1996)



Figure 38 – Transect de végétation réalisé au Bec d’Allier : lit endigué, communes de Cuffy, Cher et de Marzy, Nièvre (profil en travers topographique n° A159 réalisé en 1995)

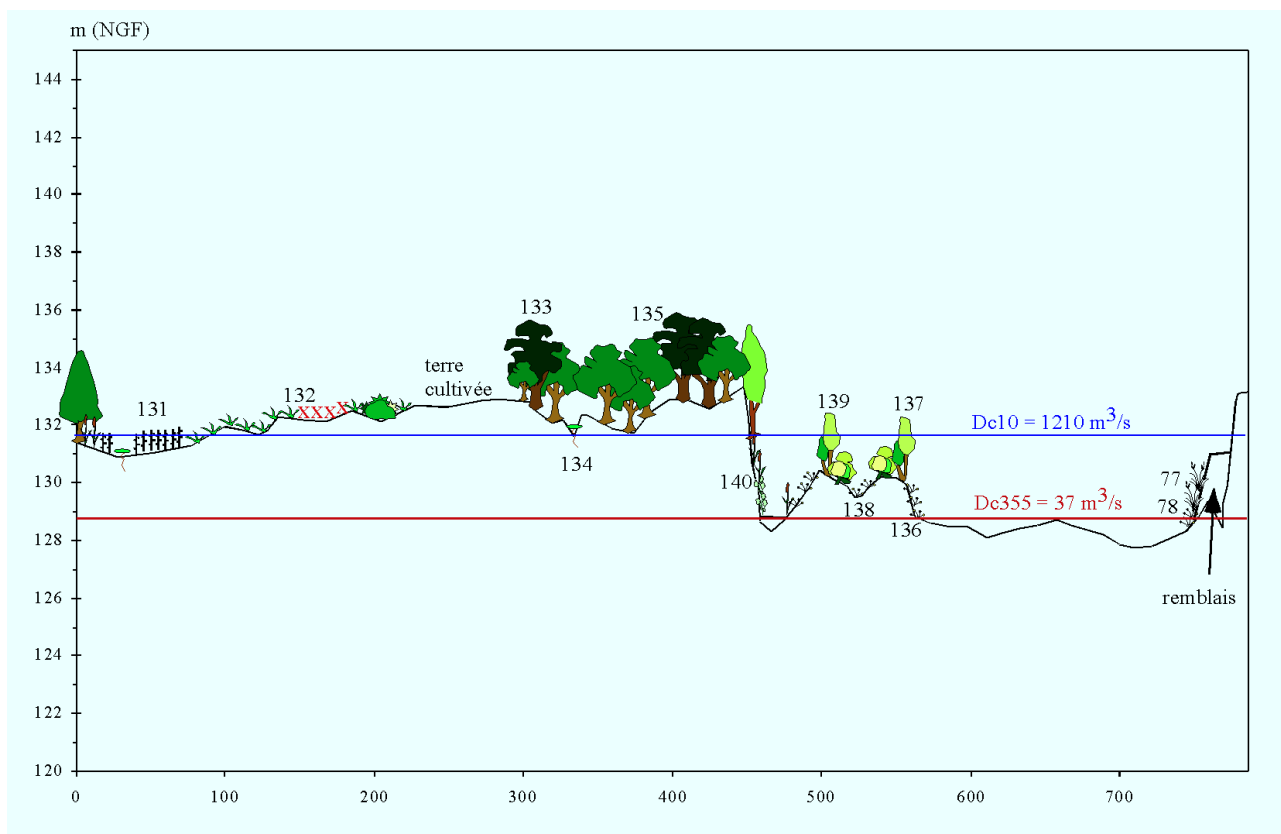


Figure 39 – Transect de végétation réalisé sur le site d’Ousson/Loire-Châtillon/Loire (Loiret) : lit endigué (profil en travers topographique n° B006 réalisé en 1995, modifié)

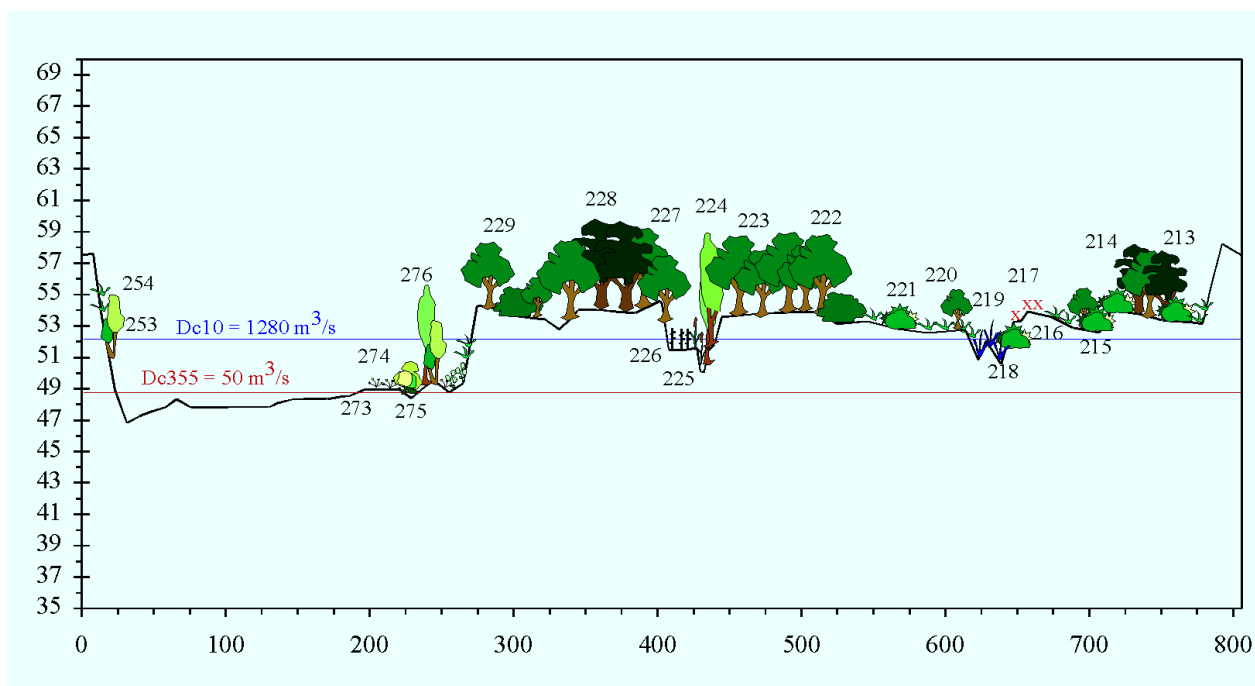


Figure 40 – Transect de végétation réalisé sur le site de Montlouis/Loire : lit endigué, communes de Lussault/Loire et de Noizay, Indre-et-Loire (profil en travers topographique n° D016 réalisé en 1995)

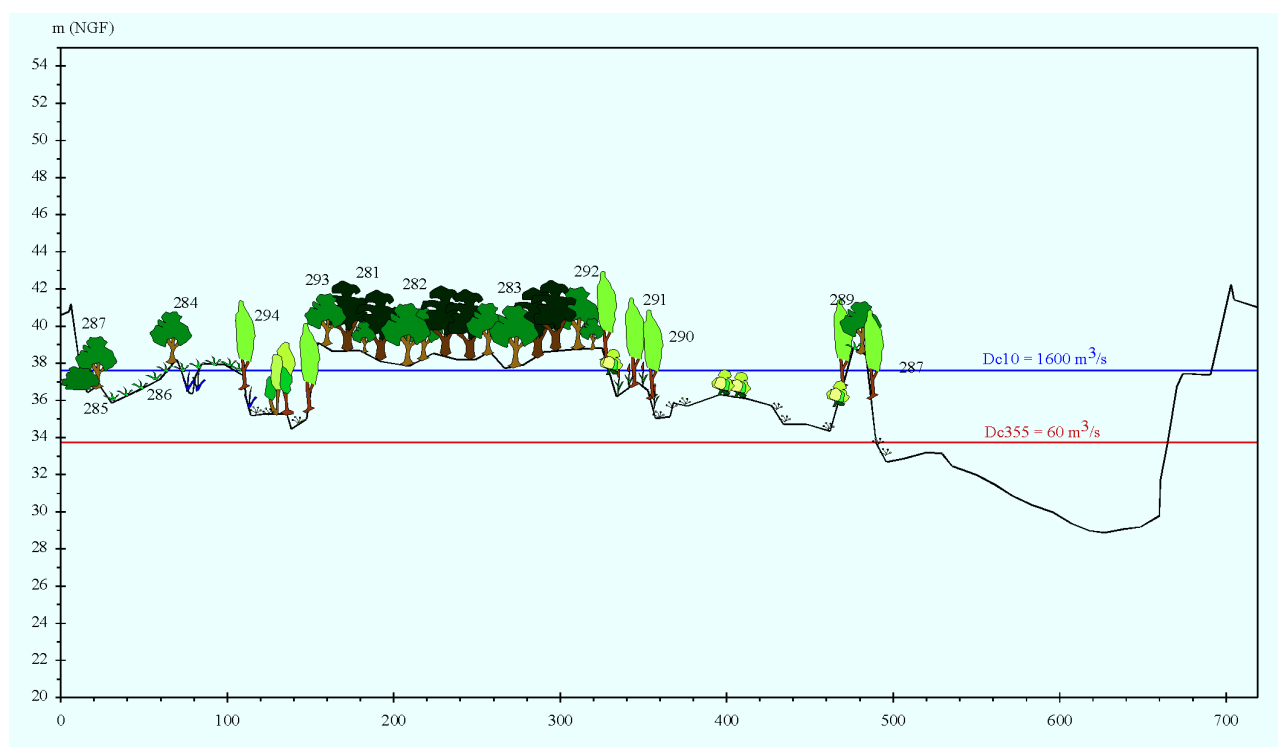


Figure 41 – Transect de végétation réalisé sur le site de Bréhémont : communes de Bréhémont, Saint-Michel/Loire et de Saint-Patrice, Indre-et-Loire (profil en travers topographique n° PK217 réalisé en 1995)

5.2.3.2 Analyse en plan

5.2.3.2.1 Mise en évidence d'ensembles fonctionnels

Les cartes de végétation permettent de visualiser en plan la mosaïque végétale. Cette forme de représentation est utile pour appréhender la dynamique spatiale de la végétation en relation avec la dynamique fluviale au sein de l'écosystème. L'observation de telles cartes (fig. 42) montre qu'au niveau des zones de confluence liées à des affluents de taille intermédiaire comme l'Indre à Bréhémont, on identifie deux ensembles fonctionnels (ou compartiments bio-hydriques) au sein de l'hydrosystème. Cette constatation est à rapprocher de celles faites sur le Rhône, notamment dans sa zone de confluence avec l'Ain (Amoros *et al.*, 1987 ; Pautou & Manneville, 1995) et sur le Rhin dans la plaine d'Alsace (Carbiener, 1983), bien que l'organisation des « rieds » y soit beaucoup plus complexe.

Les ensembles fonctionnels ne sont nettement identifiables que si les rivières affluentes possèdent une hydrologie qui contraste avec le fleuve : débit moyen inter-annuel, régime (pluvial, nival, etc.), débit solide, caractères géomorphologiques, etc. Ainsi, au Bec d'Allier, il n'y a pas d'ensembles fonctionnels différenciés dans la mesure où la Loire et Allier ont des caractéristiques très proches. Il en est de même au Bec de Vienne. En revanche, l'Indre est un bon exemple et permet d'identifier les ensembles fonctionnels suivants :

- Le lit endigué de la Loire, caractérisé par une dynamique fluviale forte, des débits importants (module de 470 m³/s), de forts flux de sédiments, d'énergie, de nutriments, de diaspores. Les régimes de perturbation et de stress (par carence ou par excès d'eau) sont très forts. Les substrats sont assez grossiers (dominés par les sables ou les graviers). La végétation, au moins celle du lit mineur, y est globalement de type azonal (Ellenberg,

1988) avec de nombreuses espèces rudérales et les thérophytes sont le type biologique dominant.

- Le val en rive gauche, drainé par l'Indre et le Vieux Cher (ancien bras du Cher actuellement sans débit significatif), est défini par des conditions très différentes. En effet, l'Indre est une rivière au débit beaucoup plus faible (module d'environ 20 m³/s) avec des forces de dissipation de l'énergie moindres dans la mesure où en crue, la rivière s'étale sur de vastes surfaces (contrairement à la Loire qui est contrainte entre les levées). Lorsque les débits sont faibles à moyens, les courants sont lents à cause de l'existence de barrages liés à d'anciens moulins. Les transports de matériaux, de graines et de nutriments sont également plus faibles. Les sols du val possèdent une texture plus fine (globalement limono-argileuse). La végétation est davantage de type zonal, en relation avec des perturbations beaucoup moins fréquentes. En revanche, les stress par excès d'eau et hydromorphie sont bien présents. Les espèces stress-résistantes sont bien représentées, les types biologiques comme les héliophytes et les géophytes également.

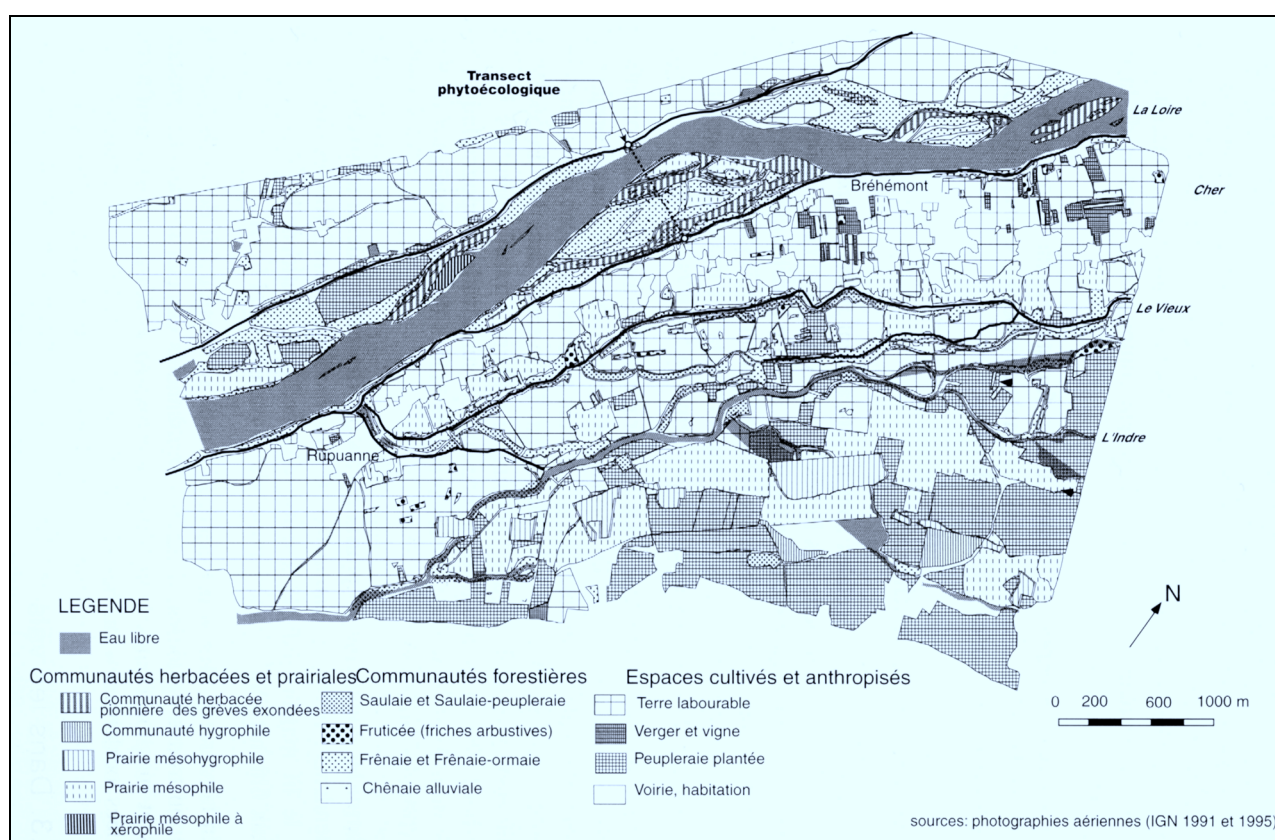


Figure 42 – Carte simplifiée de la végétation du lit endigué et du val sur le site de Bréhémont (d'après Cornier *et al.*, 2000)

5.2.3.2.2 La cartographie des formations végétales comme outil de gestion

La cartographie des formations végétales (avec une approche relativement précise) permet de visualiser les différentes unités morphologiques, paysagères et de végétation, ainsi que les habitats d'intérêt communautaires. Le lit endigué de la Loire moyenne est dans son ensemble reconnu comme site Natura 2000 dans le cadre de la Directive 92/43/CEE du Conseil du 21 mai 1992 concernant la conservation des habitats naturels ainsi que la faune et la flore sauvages. La typologie de la végétation (§ 6.1) permet l'identification des habitats d'intérêt communautaires présents sur la Loire.

En outre, cette cartographie peut permettre d'étudier les impacts morphologiques et écologiques des travaux réalisés dans le lit de la Loire dans le cadre du Plan Loire Grandeur Nature. C'est pour l'ensemble de ces raisons que, dès 1998, la DIREN Centre a décidé de doter progressivement le Système d'Information sur l'Évolution du lit de la Loire (cf. introduction) d'une cartographie de la physionomie détaillée de la végétation sur l'ensemble du cours de la Loire. Cette cartographie, réalisée au 1/10 000 est basée sur une typologie déjà mise au point précédemment (Cornier, 1998). L'échelle ne permet certes pas une approche au niveau des associations végétales ou assimilées, mais permet déjà une visualisation des communautés végétales les plus représentatives (notamment les formations ligneuses) en lien avec la dynamique fluviale (fig. 43 & 44). Par ailleurs, les communautés végétales non stabilisées posent des problèmes de délimitation spatiale.

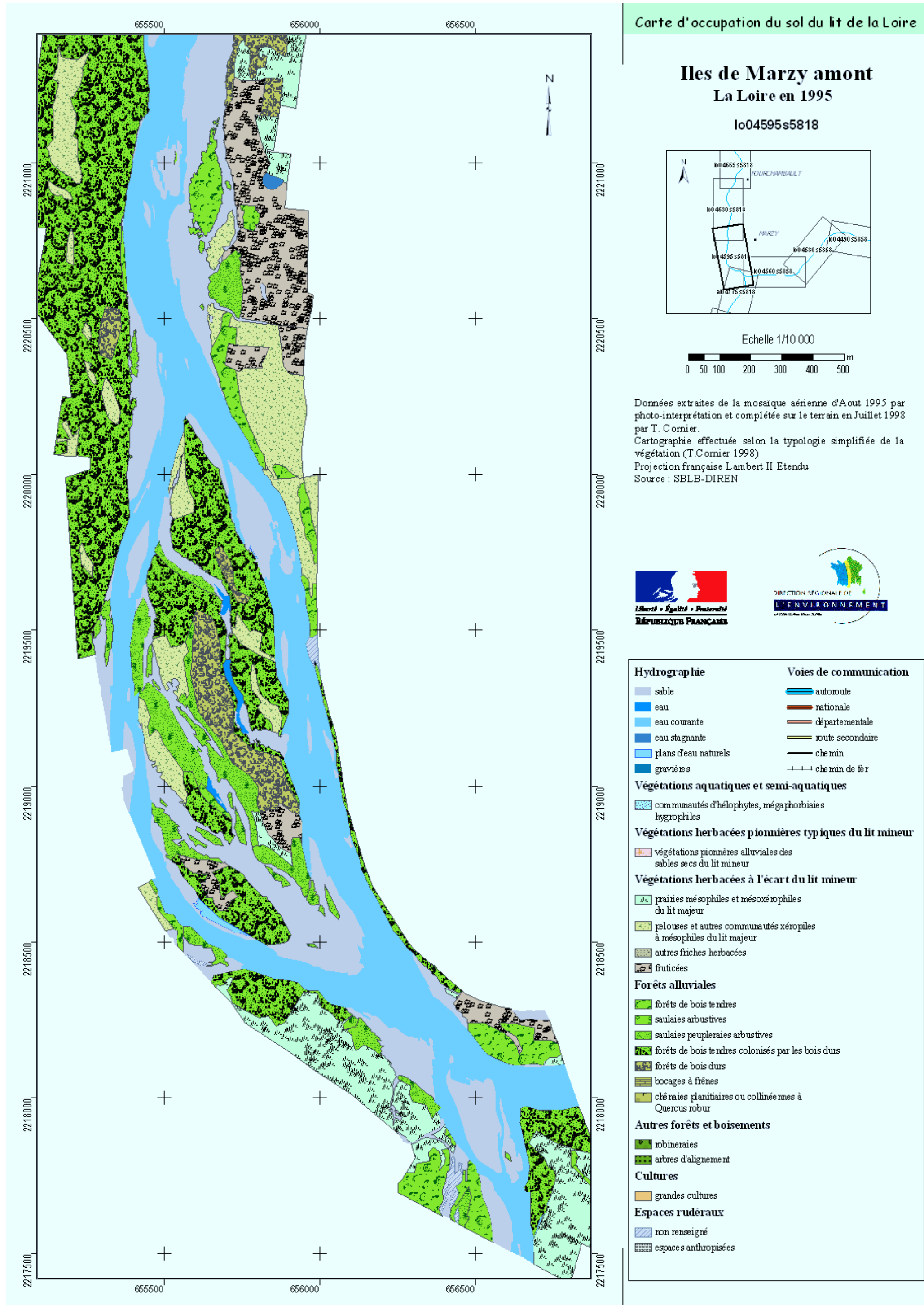


Figure 43 – Carte de la végétation (physionomie détaillée) au niveau du Bec d'Allier (Système d'Information sur l'Evolution du lit de la Loire, DIREN Centre)

5.3 DISTRIBUTION SPATIALE DES COMMUNAUTES VEGETALES EN FONCTION DES FACTEURS ABIOTIQUES DE L'HYDROSYSTEME

Cette étude a été effectuée à une échelle globale de l'hydrosystème Loire moyenne. Par conséquent, elle ne peut refléter l'intégralité des communautés végétales présentes ; elle se borne à la caractérisation des communautés les plus répandues et les plus caractéristiques de la portion étudiée. De même, il n'est pas possible dans une telle approche de considérer les facteurs de micro-distribution des espèces ou des groupements végétaux.

5.3.1 APPORTS DES ANALYSES INTER ET INTRA-CLASSE

Les analyses inter-classe ont été pratiquées :

- sur une quarantaine de relevés phytoécologiques pour lesquels des données quantitatives sur le substrat étaient connues (analyses en laboratoires) ainsi que des données relatives à la topographie et à l'inondabilité. Malheureusement, ce type d'analyse sur ces données là n'a pas permis de mettre en évidence de facteur abiotique statistiquement significatifs et discriminants, compte tenu :
 - du fait que considérés isolément, les paramètres étudiés ne sont pas suffisamment intégrateurs des conditions globales de la distribution des communautés végétales,
 - du fait d'un nombre insuffisant de relevés.
- sur 249 relevés⁴⁶ phytoécologiques de la Loire moyenne (site du Bec d'Allier, Ousson/Loire-Châtillon/Loire, Meung/Loire, Montlouis/Loire et Bréhémont) pour lesquels nous avons recueilli des données sur la texture « visuelle » du substrat (cf. § 5.1.2.2), des données sur la topographie, la fréquence d'inondation et les battements de la nappe phréatique. Cette analyse a donné des résultats statistiquement significatifs et a permis la mise en évidence des paramètres abiotiques discriminants. Par la suite, seule cette analyse fera l'objet de l'interprétation.

5.3.1.1 Approche sur l'ensemble des communautés végétales et des sites

Les paramètres abiotiques de l'hydrosystème, ainsi que les paramètres intégrateurs couplant plusieurs paramètres simples sont définis et classifiés dans le tableau 14.

⁴⁶ ces relevés rassemblent 438 espèces

Classes	Inondabilité (10 classes)	Inondabilité (5 classes)	Amplitude annuelle de variation verticale des lignes d'eau	Texture « visuelle » de l'horizon superficiel	Éloignement par rapport à un chenal actif	Facteur « énergie » = couple (inondabilité /éloignement par rapport à un chenal actif)	Couple (texture/inon- dabilité)	Triplet (inondabilité /texture/éloi- gnement)
1	≤ 1 j/an	≤ 5 j/an	≤ 2 m	A, LA, AL	≤ 50 m			
2	1-5 j/an	5-30 j/an	2-2,5 m	LSA, SLA, L	50-200 m			
3	5-10 j/an	30-90 j/an	2,5-3 m	LS	200-500 m			
4	10-30 j/an	90-270 j/an	> 3 m	SL	val (hors lit endigué)			
5	30-60 j/an	> 270 j/an		S				
6	60-90 j/an			SLg, Sg, gS				
7	90-180 j/an			gG, SgG				
8	180-270 j/an							
9	270-330 j/an							
10	> 330 j/an							

L'inondabilité est traitée sous deux formes à 5 ou 10 classes et correspond à des valeurs usuelles de débits classés.

L'amplitude annuelle de variation verticale des lignes d'eau correspond à la différence de niveau entre une crue « annuelle » (débit classé dépassé 10 j/an) et un étiage « annuel » (débit classé dépassé 355 j/an)

La texture est mentionnée de façon synthétique par ordre des granularité croissante :

A, LA, AL : argileux, limono-argileux, argilo-limoneux

LSA, SLA, L : limono-sablo-argileux, sablo-limono-argileux, limoneux

LS : limono-sableux

SL : sablo-limoneux

S : sableux

SLg, Sg, gS : sablo-limono-graveleux, sablo-graveleux, gravele-sableux

gG, SgG : gravele-caillouteux, sablo-gravele-caillouteux

L'éloignement est celui constaté par rapport au chenal actif le plus proche (chenal principal ou secondaire à l'exclusion des boires et des bras morts ou en voie de comblement). Ce paramètre intègre déjà partiellement le facteur inondabilité dans la mesure où plus on s'éloigne des chenaux, plus, en général, on s'élève topographiquement. Il intègre aussi partiellement le facteur énergétique : l'énergie cinétique liée à la dissipation d'énergie mécanique par les flux liquides et sédimentaires et l'énergie potentielle par les flux de nutriments et de diaspores.

Le facteur « énergie » constitue un couple⁴⁷ synthétique des paramètres inondabilité/éloignement. Ce facteur illustre un gradient de dissipation de l'énergie dans toutes ses composantes. A l'image des autres paramètres intégrateurs, on ne peut pas lui attribuer réellement une valeur quantitative.

Le couple (texture/inondabilité) intègre les paramètres texture et inondabilité, qui sont déjà partiellement liés, au moins à proximité des zones les plus facilement inondables et les plus proches du chenal principal.

Le « triplet » (inondabilité/texteure/éloignement) intègre ces paramètres.

Tableau 14 – Limites et définitions des classes de paramètres abiotiques fondamentaux et intégrés

⁴⁷ cette notion de couple, voire de « triplet » de paramètres permet d'intégrer plusieurs paramètres fondamentaux qui ne sont pas forcément corrélés entre eux. Cette démarche est couramment utilisée en hydrobiologie, notamment avec le couple (substrat/vitesse)

Les tests de permutation de l'analyse inter-classe ont révélé que tous ces paramètres étaient significativement discriminants ou tendaient à l'être (l'inondabilité en 10 classes et l'amplitude annuelle de variation des lignes d'eau). L'observation des premières valeurs propres (λ_1) de l'AFC simple et des AFC résultant de l'analyse inter-classe permet de hiérarchiser l'importance relative de chaque paramètre abiotique (fig. 45) qui participe globalement la répartition spatiale des communautés végétales au sein de l'hydrosystème (Loire moyenne).

Il apparaît que le premier paramètre « simple » qui structure la végétation est l'inondabilité (environ 75 % de la première valeur propre de l'AFC simple), appréciée à l'aide de 5 ou 10 classes. Cela confirme de façon nette la prépondérance des facteurs hydrologique et topographique et donc de l'importance majeure de la composante verticale de l'hydrosystème.

L'éloignement par rapport à un chenal actif et la texture « visuelle » de l'horizon de surface portent une information un peu moindre (environ 47 % de la première valeur propre de l'AFC simple) dans l'explication de la variabilité des communautés végétales ligériennes. Là encore, l'importance de ces facteurs a été mise en évidence sur la plupart des hydrosystèmes fluviaux (Amoros & Petts, 1993). La texture est fondamentale et confirme les observations faites auparavant. Le facteur « éloignement » possède une importance relativement forte par rapport à la texture dans la mesure où il s'agit déjà d'un paramètre intégrateur (tab. 14) et illustre un gradient énergétique (énergies cinétique et d'origine chimique par l'apport de nutriments). On montre également par-là que l'appréciation visuelle de la texture superficielle du substrat fournit déjà des informations pertinentes.

Enfin, l'amplitude annuelle de variation verticale de la ligne d'eau, qui ne paraît certes pas fondamentale à première vue, apporte cependant une information substantielle puisqu'elle représente près de 29 % de la première valeur propre de l'AFC simple. Ce paramètre est d'autant plus essentiel que la Loire est caractérisée par un régime hydrologique irrégulier et un substrat globalement drainant qui favorise, pendant la période estivale, le stress par carence en eau dans les points les plus élevés du lit endigué. Par ailleurs, la présence des levées amplifie le phénomène en période de hautes eaux. En effet, les eaux, au lieu de se répartir dans la plaine alluviale, peuvent s'élever de façon considérable entre les levées. *A contrario*, dans le val, les substrats, globalement de texture fine, et plus durablement inondés compte tenu des amortissements très importants des niveaux piézométriques ainsi que les apports locaux des nappes de coteaux ou des petits affluents, favorisent les espèces stress-tolérantes à l'excès d'eau, notamment entre l'automne et le printemps.

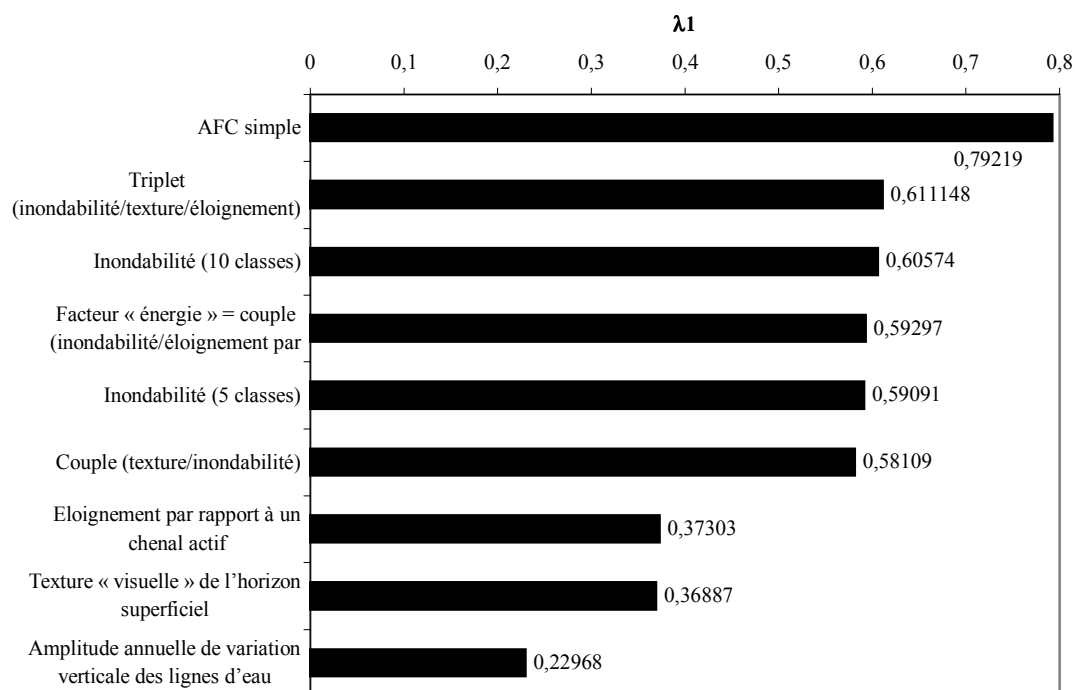


Figure 45 – Comparaison des premières valeurs propres des AFC simple et inter-classe des paramètres abiotiques discriminés

Les analyses intra-classes réalisées sur les mêmes paramètres montrent que leurs valeurs propres « intra » sont toujours supérieures aux valeurs propres « inter ». Autrement dit, lorsqu'on élimine l'effet d'un paramètre, l'effet cumulé de l'ensemble des autres paramètres est prépondérant sur l'information portée par un seul paramètre. Il en découle que la végétation est soumise à un complexe multivarié de paramètres abiotiques ou biotiques. Les paramètres intégrateurs tels que la texture/inondabilité, l'« énergie », ou l'inondabilité/texture/éloignement sont des indicateurs sensiblement plus « explicatifs ». Toutefois, un grand nombre de facteurs n'ont pas pu être pris en compte pour des raisons logistiques ou de facilité d'acquisition :

- les conditions d'éclairement ; toutefois, on s'aperçoit que si l'on différencie les communautés ligneuses des communautés herbacées, la première valeur propre de l'analyse inter-classe est de 0,51589, ce qui confirme l'hypothèse du gradient d'éclairement ou d'ouverture constaté dans l'AFC globale sur 400 relevés (fig. 35-C) ; en réalité, ce facteur permet de discriminer les arbres et arbustes ainsi que les espèces sciaphiles ou de demi-ombre d'un côté et les espèces héliophiles de l'autre ; les espèces indifférentes se trouvant en situation intermédiaire ;
- les caractères physico-chimiques des substrats pour un grand nombre de relevés ; cependant, comme évoqué précédemment (§ 4.4.1.3), ces facteurs sont rarement discriminants sur le cours moyen des grands fleuves européens ;
- les multiples actions anthropiques ;
- les micro-variations topographiques et micro-climatiques, importantes notamment pour la végétation des grèves (Cornier & Botté, à paraître) ;
- les facteurs biologiques qui interviennent notamment dans les processus de colonisation et de successions, etc.

5.3.1.2 Approche différenciée des communautés ligneuses et herbacées

La prise en compte séparée des communautés ligneuses⁴⁸ (136 relevés) et herbacées (113 relevés) permet de constater que les paramètres abiotiques n'ont pas la même importance relative dans chacun des deux types de communautés (fig. 46). Pour les communautés ligneuses, les espèces qui n'étaient présentes que dans un seul relevé ont été éliminées car elles masquaient l'observation des facteurs discriminants dans l'analyse inter-classe. De plus, ces espèces éliminées semblent être globalement assez indifférentes aux paramètres discriminés.

En revanche, pour les communautés herbacées, les espèces « rares » ont été conservées (360 espèces au total) car leur simple présence semble indispensable pour discriminer les facteurs abiotiques ; d'où l'importance d'effectuer des relevés les plus exhaustifs possibles dans ces milieux.

Pour les communautés ligneuses, la texture devient plus importante vis-à-vis de l'éloignement par rapport à un chenal actif. Le nombre plus réduit d'espèces⁴⁹ (182) en milieu forestier limite les effets de *continuum* entre espèces le long d'un gradient écologique et favorise l'expression statistique des espèces à plus grande longévité, notamment les arbres et les arbustes dont la localisation vis-à-vis de la texture est assez peu liée à des phénomènes chaotiques⁵⁰ (Frontier & Pichod-Viale, 1998). Ces phénomènes sont au contraire déterminants dans l'ensemble des communautés herbacées des grèves (Cornier & Botté, à paraître).

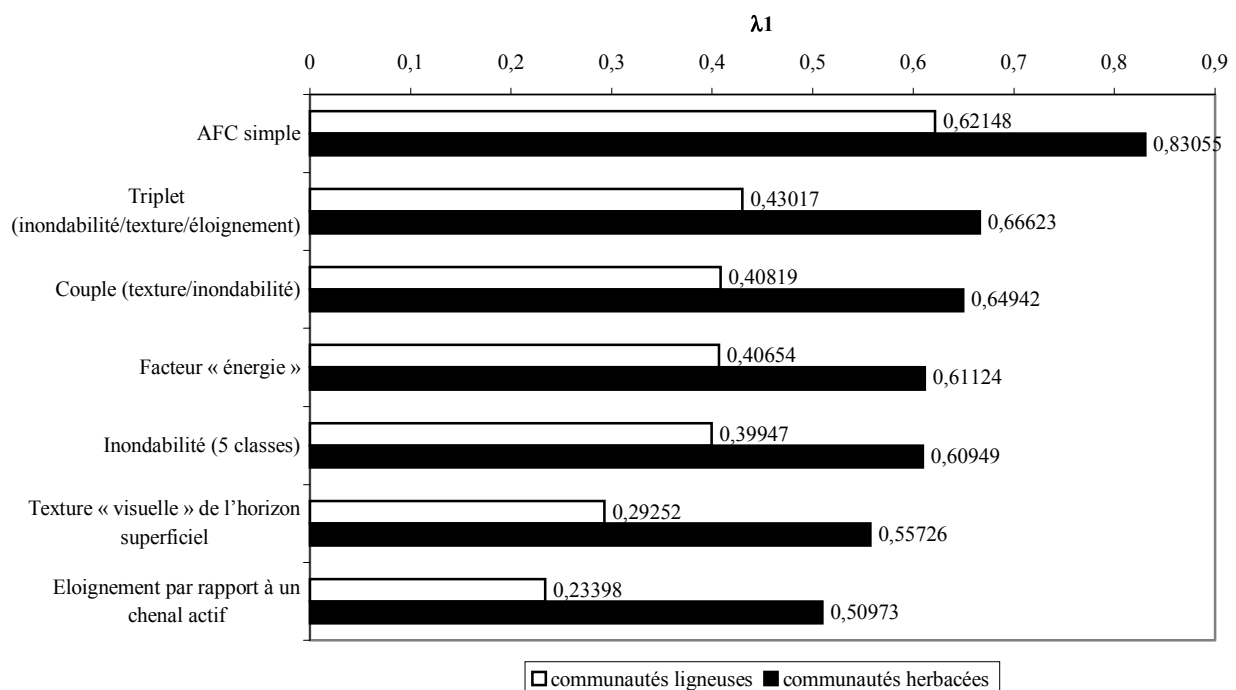


Figure 46 – Comparaison des premières valeurs propres des AFC simple et inter-classe des paramètres abiotiques discriminés pour les communautés ligneuses et herbacées

⁴⁸ communautés forestières, saulaies arbustives, fourrés

⁴⁹ sans les espèces « rares »

⁵⁰ Les phénomènes chaotiques sont assez fréquents dans le lit mineur de la Loire. Ils concernent surtout les espèces annuelles dont le développement, dans un fort régime de perturbation ou de stress, n'est pas forcément lié à des conditions écologiques pré-déterminées, mais à un faisceau de paramètres environnementaux difficiles à déterminer et qui engendre une distribution des plantes apparemment aléatoire.

5.3.1.3 Approche en fonction des sites étudiés

Des tests de permutation ont été effectués en fonction des sites étudiés, mais l'effort d'échantillonnage sur chacun de ces sites a été différent, ce qui explique en partie la difficulté de discriminer les facteurs abiotiques étudiés (cas typique de Meung/Loire). Malgré ce handicap et afin de comparer l'ordre hiérarchique dans lequel interviennent ces facteurs abiotiques, on a divisé la première valeur propre du facteur discriminé par la valeur propre de l'AFC simple pour chacun des sites (fig. 47).

Au Bec d'Allier, le facteur « éloignement » n'est pas significativement discriminant ; la texture est plus importante que l'inondabilité. On peut expliquer ce phénomène par l'existence de substrats très hétérogènes à l'aval d'une confluence majeure qui limitent les effets de *continuum* d'espèces le long du gradient granulométrique. Un phénomène similaire est observé sur le site d'Ousson/Loire-Châtillon/Loire, mais dans ce cas, on peut l'attribuer à l'existence d'anciens ouvrages de navigation (chevrettes) encore pleinement fonctionnels et qui perturbent la dynamique hydro-sédimentaire normale.

A Montlouis/Loire, la texture n'a pas été jugée significativement discriminante ; on l'explique par un probable sous-échantillonnage au niveau des grèves et des communautés végétales présentes près du chenal principal⁵¹.

A Bréhémont, l'ordre hiérarchique des paramètres est conforme au modèle global.

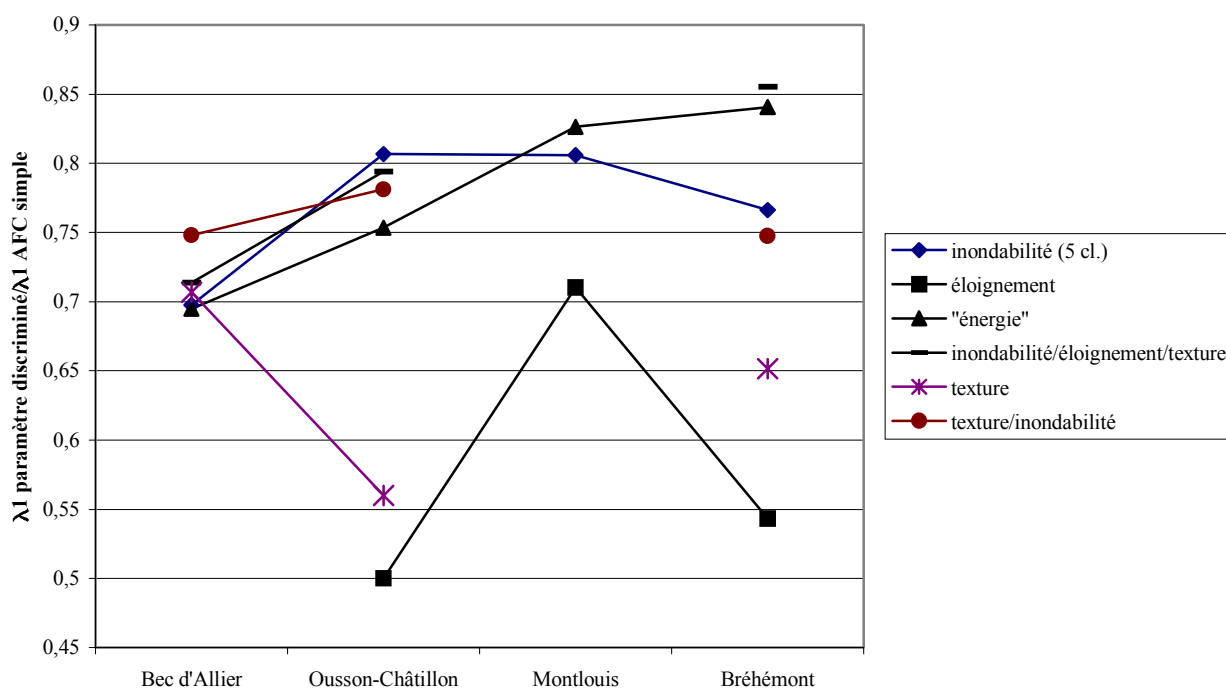


Figure 47 – Évolution en fonction des sites des rapports entre les premières valeurs propres de l'AFC simple avec celles des paramètres discriminés (lorsque le paramètre n'est pas discriminant, le point n'est pas représenté)

⁵¹ une responsabilité partielle est imputable aux travaux de suppression de la végétation ligneuse entrepris ces dernières années dans le cadre du programme de restauration et d'entretien du lit du Plan Loire Grandeur Nature.

5.3.2 APPORTS DE L'ANALYSE DE CO-INERTIE

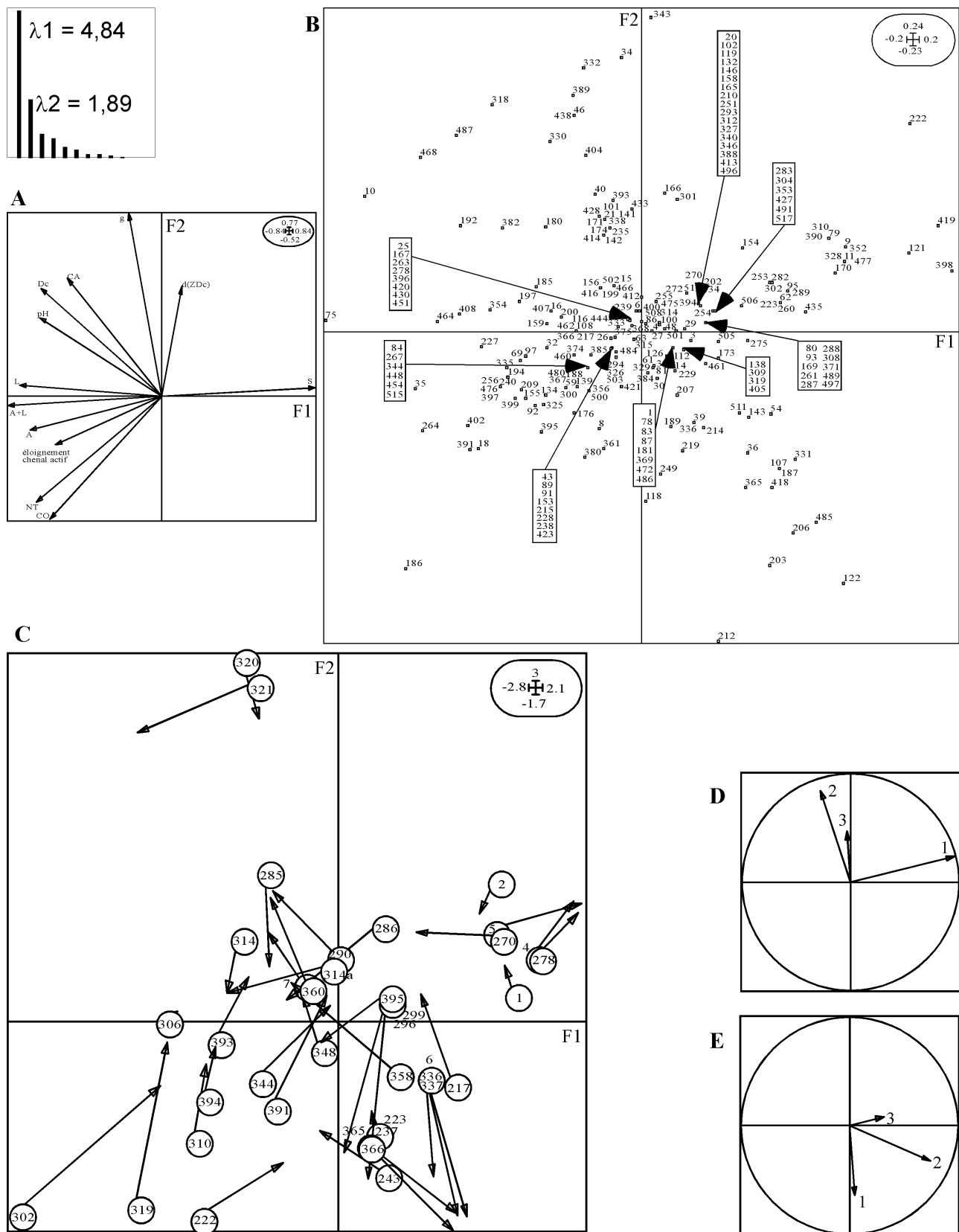
L'analyse de co-inertie permet d'évaluer la proximité statistique et la cohérence écologique entre les structures floristiques et stationnelles (paramètres abiotiques de l'hydrosystème). La matrice floristique est analysée par une Analyse en Composantes Principales (ACP) centrée (Dolédéc & Chessel, 1991) et la matrice paramétrique est analysée par ACP normée. De telles analyses ont également été effectuées sur deux types de matrices :

- sur une quarantaine de relevés phytoécologiques pour lesquels nous possédons des résultats d'analyses de sol et les données topographiques et hydrologiques (cf. § 5.3.1)
- sur 249 relevés phytoécologiques de la Loire moyenne pour lesquels seules les données topographiques et hydrologiques sont retenues.

5.3.2.1 Analyse de co-inertie sur 40 relevés phytoécologiques

Le tableau 15 fait apparaître que les relevés phytoécologiques caractérisés par leur flore sont bien corrélés avec les variables stationnelles ($r^2 = 0,8693$ et $0,7703$ respectivement pour les deux premiers axes factoriels de l'analyse). Cette bonne corrélation est confirmée par la figure 48-C. Le centre des cercles indique la position des relevés phytoécologiques identifiés selon les variables stationnelles, alors que la pointe des flèches rend compte de la flore qui est associée à ces relevés. Les flèches courtes (relevés 1, 2, 306) indiquent une bonne concordance entre la flore et les variables stationnelles, alors que les flèches plus longues (relevés 302, 319) traduisent une certaine discordance entre variables floristiques et stationnelles. Toutefois, de fortes concordances ne permettent pas d'établir de lien explicatif direct ; cette analyse est avant tout un outil descriptif. Il apparaît toutefois que les variables stationnelles sont très corrélées à la flore dans les milieux les plus sélectifs sur le plan écologique (pelouses xérophiles, prairies hygrophiles du val sur matériaux argileux), lesquels sont caractérisés par des plantes (espèces ou groupes écologiques) indicateurs. En revanche, pour les communautés qui se développent dans des conditions moins contraignantes ou bien qui sont dominées par des espèces à large amplitude écologique, les variables stationnelles sont moins bien corrélées à la flore (cas de certaines prairies mésophiles, de forêts intermédiaires entre les bois tendres et les bois durs).

La figure 48-A représente la position des variables stationnelles dans la plan de co-inertie. Elle montre que l'axe F1 est nettement lié à la composition granulométrique du substrat (terre fine) : les sables dans le sens positif et les limons et de façon complémentaire, l'argile et les limons dans le sens négatif. Cette observation est confirmée par les figures 48-C (relevés) et 48-B (espèces) qui selon cet axe, oppose les espèces et les communautés de sols sableux et celles de sols limono-argileux. L'interprétation de l'axe F2 est un peu moins évidente. Toutefois, il semblerait que les espèces et les relevés situés dans les secteurs les plus dynamiques de l'hydrosystème soient discriminés positivement (teneurs en graviers), alors que les relevés effectués dans les zones davantage stabilisées sont corrélés négativement par rapport à cet axe.



A : Graphe des variables stationnelles dans le plan de co-inertie : d(ZDc) : fluctuation annuelle des lignes d'eau ; S : sables ; CO : carbone organique ; NT : azote total ; A : argile ; L : limons ; g : graviers ; Dc : inondabilité ; CA : calcaire actif
B : Graphe des taxons dans le plan de co-inertie
C : Graphe canonique : chaque flèche représente chaque relevé phytocœcologique par les variables stationnelles (origine) et par la flore qui y est associée (extrémité) ; plus la flèche est courte, plus la flore est liée aux variables stationnelles
D & E : Projection des axes F1 à F3 de l'analyse sur les variables stationnelles (D) et floristiques (E) dans le plan de co-inertie

Figure 48 – Analyse de co-inertie réalisée sur 40 relevés phytocœcologiques

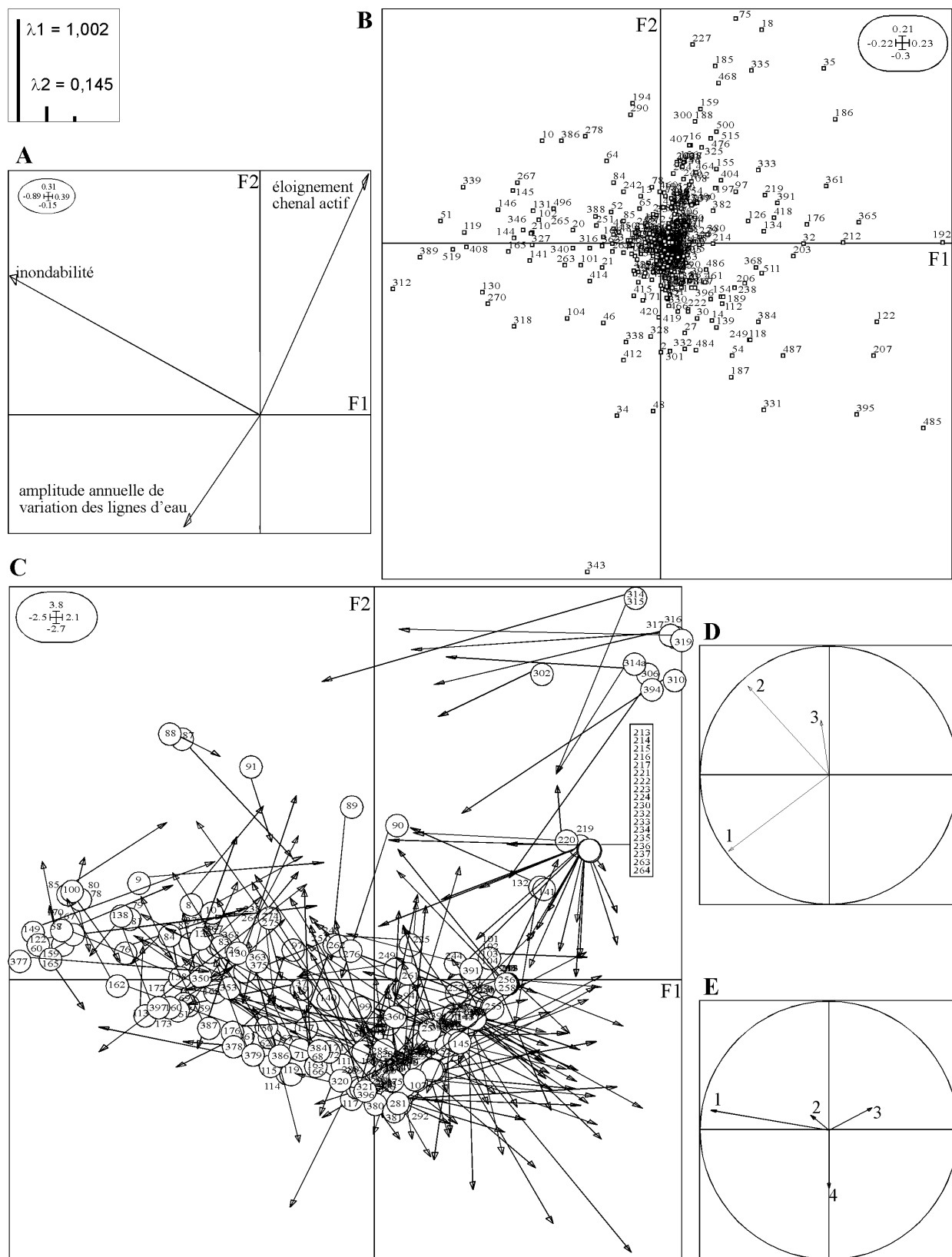
Axes	Inertie maximale projetable dans chaque espace initial		Inertie projetée sur les axes de co-inertie		Corrélation (r^2)
	variables stationnelles	flore	variables stationnelles	flore	
F1	5,623	2,372	5,317	1,205	0,8693
F2	2,224	1,547	2,122	1,498	0,7703

Tableau 15 – Récapitulatif de l'information acquise dans l'analyse de co-inertie réalisée sur 40 relevés phytocécologiques

5.3.2.2 Analyse de co-inertie sur l'ensemble des communautés végétales et des sites (249 relevés)

Le tableau 16 indique que les variables floristiques sont relativement bien corrélées avec les variables liées à l'hydrologie et à la topographie ($r^2 = 0,7421$ et $0,6603$ respectivement pour les deux premiers axes factoriels de l'analyse). Le faible nombre de variables considérées (inondabilité, amplitude annuelle de variation des lignes d'eau et éloignement par rapport à un chenal actifs) ne pouvaient pas permettre d'obtenir de très fortes corrélations avec la flore. Toutefois, ces résultats confirment que ces paramètres sont de bons intégrateurs de la distribution spatiale des communautés végétales.

L'observation de la figure 49-A ne permet pas d'identifier clairement les gradients écologiques selon les axes F1 et F2. En revanche, on constate un certain antagonisme entre le paramètre « éloignement par rapport un chenal actif » et le paramètre « amplitude annuelle de variation des lignes d'eau ». En effet, ces paramètres sont liés car lorsqu'on s'éloigne du lit vif de la Loire, les lignes d'eau et le battement de la nappe s'amortissent. D'ailleurs, la figure 49-C montre un groupe de relevés (en haut à droite) effectués dans le val, alors que l'ensemble des autres relevés correspondent au lit endigué. Les figures 49-B et 49-C permettent d'opposer selon l'axe F1 les espèces et les relevés du lit mineur et des grèves (sens négatif) et ceux du lit majeur, en particulier les forêts de bois durs (sens positif). L'axe F2 met en évidence les espèces et les communautés pionnières ou rudérales (ligneuses ou herbacées) sur sables (sens négatif) et les espèces et communautés aquatiques ou d'hélophytes des annexes hydrauliques du lit endigué ou du val (sens positif).



A : Graphe des variables stationnelles dans le plan de co-inertie

B : Graphe des taxons dans le plan de co-inertie

C : Graphe canonique : chaque flèche représente chaque relevé phytocéologique par les variables stationnelles (origine) et par la flore qui y est associée (extrémité) ; plus la flèche est courte, plus la flore est liée aux variables stationnelles

D & E : Projection des axes de l'analyse sur les variables stationnelles (D) et floristiques (E) dans le plan de co-inertie

Figure 49 – Analyse de co-inertie réalisée sur 249 relevés phytocéologiques

Axes	Inertie maximale projetable dans chaque espace initial		Inertie projetée sur les axes de co-inertie		Corrélation (r^2)
	variables stationnelles	flore	variables stationnelles	flore	
F1	1,449	1,663	1,24	1,467	0,7421
F2	0,9291	0,6767	1,055	0,3155	0,6603

Tableau 16 – Récapitulatif de l'information acquise dans l'analyse de co-inertie réalisée sur l'ensemble des communautés végétales et des sites (249 relevés)

5.3.3 CONCLUSION SUR LES ANALYSES STATISTIQUES

Les analyses de co-inertie ont permis de confirmer que la composition floristique des relevés était globalement révélatrice des conditions stationnelles qui ont été caractérisées dans le cadre de ce travail. Par ailleurs, les analyses montrent qu'un petit nombre de paramètres abiotiques apporte déjà une information pertinente pour caractériser la végétation ligérienne.

Les analyses inter-classe se sont révélées très intéressantes pour les raisons développées ci-dessous.

L'importance des facteurs abiotiques liés à l'hydrologie, à la topographie et à la composition granulométrique du substrat est confirmée. Il s'agit donc bien de facteurs structurants, surtout si on les considère de façon conjointe (les analyses de co-inertie le démontrent également). La prise en compte de ces paramètres et les résultats de ces analyses constituent la part la plus importante du modèle de l'hydrosystème que l'on propose dans la 6^{ème} partie de cette thèse.

L'ordre hiérarchique dans lequel interviennent les facteurs abiotiques étudiés n'est pas constant en fonction des sites étudiés. Il dépend :

- de la présence ou de l'absence d'un val⁵² différencié (ensemble fonctionnel différent) dans lequel les conditions hydrologiques et biologiques sont très différentes (cf. § 5.2.3.2.1),
- des caractéristiques géomorphologiques et sédimentaires générales, qui conditionnent la distribution et les caractéristiques des chenaux, des îles, des francs-bords, ou des annexes hydrauliques au sein de la portion d'hydrosystème étudiée,
- du degré d'anthropisation en fonction de l'occupation du sol, les pratiques sylvo-agropastorales, l'intensité de l'incision du lit, la qualité de l'eau, l'espacement entre les levées, etc. Il est par ailleurs difficile voire impossible de quantifier cette anthropisation de façon précise et globale compte tenu de son caractère multi-paramétrique, de son omniprésence, de son ancienneté dont on n'a pas toujours conscience et parce qu'on ne dispose pas d'état de référence sûr. En revanche, les actions anthropiques prises isolément peuvent être quantifiées avec une plus grande certitude (Bacchi *et al.*, à paraître).

De manière évidente, on en conclut que si l'on veut caractériser la dynamique d'un tronçon précis d'hydrosystème dans le but d'une modélisation prédictive, il est nécessaire que ce modèle soit local (relevés sur le site ou sur un site de référence comparable).

On montre en outre qu'il n'est sans doute pas indispensable de se lancer dans des analyses granulométriques en laboratoire pour apporter une information satisfaisante dans la caractérisation des relevés phytoécologiques. De plus, il est nécessaire d'effectuer un nombre suffisamment

⁵² en dehors des vals très anthropisés comme celui de Montlouis/Loire qui n'a pas fait l'objet de relevés et qui ne sont pas parcourus par des affluents importants

important de relevés pour bien caractériser la mosaïque végétale de l'hydrosystème et pour bien discriminer les paramètres abiotiques.

5.4 APPROCHE ARCHITECTURALE DES SUCCESSIONS DANS LES FORETS ALLUVIALES

Deux profils architecturaux ont été réalisés à l'occasion de cette thèse. Ils sont tous les deux situés en Loire moyenne, sur des secteurs géomorphologiques en anastomose. L'un a été effectué dans une forêt de bois tendres à Bréhémont et l'autre dans la forêt de bois durs au Bec d'Allier.

5.4.1 FORET DE BOIS TENDRES A BREHEMONT

Le profil couvre une surface de 600 m² (30 x 20 m) au niveau d'un chenal secondaire semi-boisé (près du hameau de la Ferrandière, fig. 15). Les arbres les plus âgés ont un peu plus de quinze ans. Le chenal est alimenté environ deux mois par an. Le substrat est grossier (50 % de sables, 50 % de graviers) et un peu alcalin (pH = 8). La végétation représente une saulaie-peupleraie à *Populus nigra* L. (*Salici albae-Populetum populetosum*). Le nombre total d'espèces est de 45, dont 6 ligneux et 39 herbacées (cf. annexe 9-A). *Populus nigra* L. est l'arbre dominant, avec une densité de 1966 tiges par hectare. Cette espèce est conforme au modèle architectural de Rauh. Les autres taxons ligneux sont *Fraxinus angustifolia* Vahl., *Acer negundo* L., *Ribes rubrum* L., *Rosa* sp. et *Salix alba* L.. Les arbres et les arbustes se concentrent sur les deux extrémités du profil (fig. 50-A à 51-B).

La hauteur moyenne des arbres est de 6,5 m dans une gamme allant de 2 à 16 m. Au centre du profil, se trouve une couverture herbacée dominée par *Agrostis stolonifera* L., que l'on peut soupçonner d'empêcher la germination des jeunes plants d'arbres. Par ailleurs, cette absence d'arbres au centre du profil peut s'expliquer par l'existence de courants assez violents (voir sens de l'écoulement, fig. 50-B) à ce niveau en période de crue. *A contrario*, s'il y a des peupliers noirs aux deux extrémités du profil, c'est grâce à la présence de substrats enrichis en fines (limons) en profondeur à l'époque où les arbres se sont installés : ce phénomène est souvent observé sur la Loire (lignes de peupliers) et confirmé par les géomorphologues. A l'installation, il devait y avoir une petite dépression dans le sens de la ligne de peuplier, alors qu'à présent, le niveau du substrat est souvent un peu plus élevé sous les lignes de peupliers, à cause du piégeage sédimentaire par « effet peigne ».

Les peupliers noirs sont en nombre légèrement plus important chez les arbres potentiels (48 %) que les arbres du présent (42 %). Malgré un âge semblable ils présentent de grandes différences en hauteur et en diamètre. La hauteur des arbres du présent s'étend de 8 à 16 m (fig. 50-A & 50-B).

A part quelques rares individus de 13 m de haut, les arbres potentiels sont plus petits (de 2 à 10 m) (fig. 51-A & 51-B) compte tenu de l'ombrage apporté par les autres arbres et de la forte compétition racinaire. Ce fait explique également leur couronne mince. Une telle situation implique une haute mortalité.

Les débris de bois mort sont presque absents, du fait de l'orientation favorable des écoulements, mais dans des situations analogues, on peut souvent observer la formation de vastes embâcles de bois et d'arbres entiers venus de l'amont.

Ce profil montre probablement trois petites éco-unités de même âge (une quinzaine d'années), mais pas au même niveau de maturité. Le centre du profil, occupé par la seule strate herbacée

représente la phase d'innovation. Les deux petites éco-unités représentées aux deux extrémités du profil peuvent être placées dans la phase finale d'aggradation. Le développement de la forêt se poursuivra par l'augmentation de la hauteur des couronnes des arbres potentiels. A long terme, seuls quelques arbres survivront à l'image de ce que l'on observe dans d'autres forêts de bois tendres du lit de la Loire.

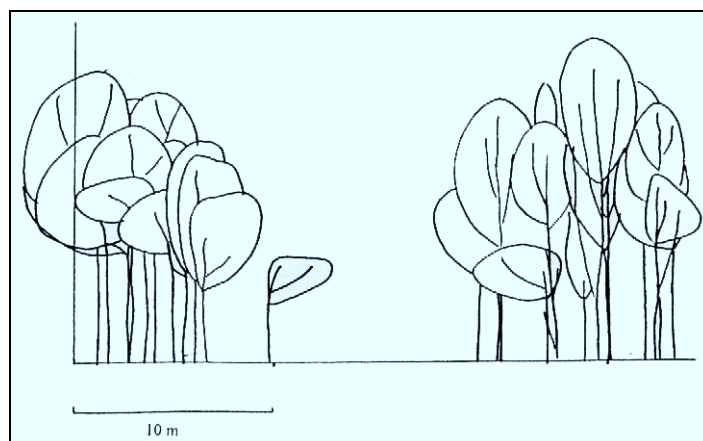


Figure 50-A – Profil vertical des arbres du présent de la forêt de bois tendres de Bréhémont

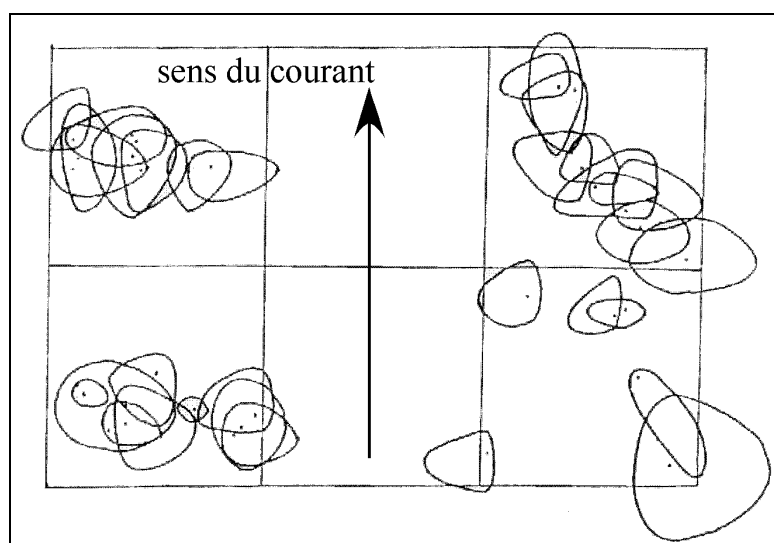


Figure 50-B – Vue en plan des couronnes des arbres du présent de la forêt de bois tendres de Bréhémont

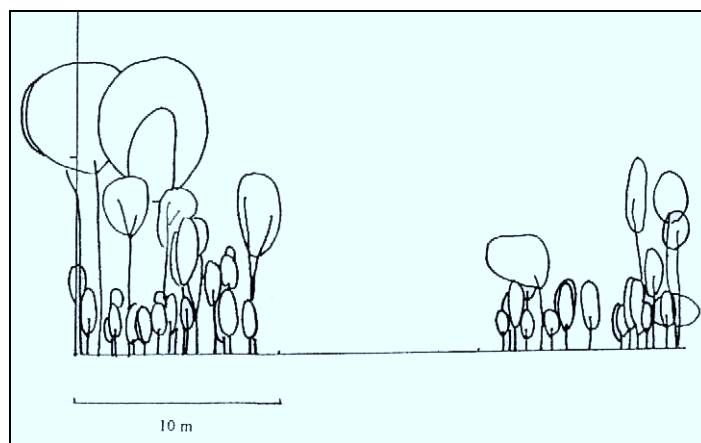


Figure 51-A – Profil vertical des arbres potentiels de la forêt de bois tendres de Bréhémont

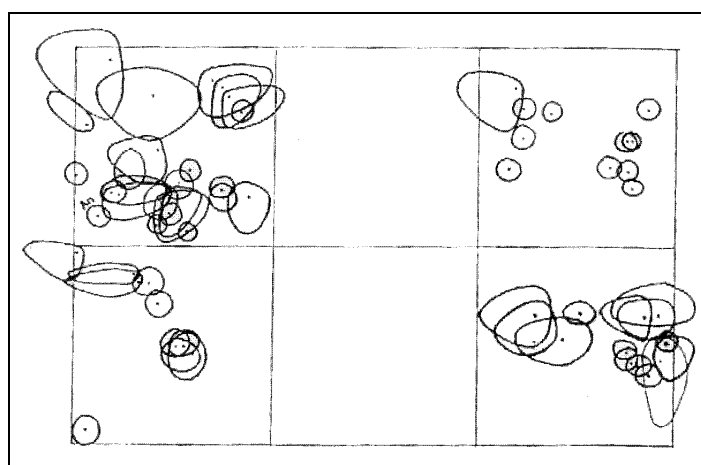


Figure 51-B – Vue en plan des couronnes des arbres potentiels de la forêt de bois tendres de Bréhémont

5.4.2 FORET DE BOIS DURS AU BEC D'ALLIER

Cette forêt de bois durs de la rive gauche de la Loire (Bois des Chaume sur la commune de Cuffy, Cher, cf. fig. 10) est issue d'une recolonisation spontanée de pâtures abandonnées. Cette recolonisation a pris environ 100 ans, si l'on se réfère aux arbres les plus âgés.

Le profil occupe une surface de 1000 m² (50 x 20 m). La surface étudiée contient 38 espèces (annexe 9-C & 9-D) dont 16 espèces ligneuses (arbres, petits arbres, arbustes et lianes). La forêt échantillonnée se situe dans le lit majeur et est peu fréquemment inondée (environ une semaine tous les 4-5 ans) : il s'agit d'une frênaie-ormie où *Quercus robur* L. est bien représenté dans la strate supérieure (*Ulmo-Fraxinetum angustifoliae*).

Les modèles architecturaux représentés sont : le modèle de Rauh (*Quercus*, *Fraxinus*, *Acer*, *Evonymus*), le modèle de Troll (*Ulmus*, *Carpinus*, *Corylus*), le modèle de Fagerlind (*Cornus sanguinea* L.), le modèle de Champagnat, c'est-à-dire la superposition indéfinie d'axes verticaux (*Sambucus nigra* L.), un intermédiaire entre les modèle de Rauh et de Champagnat (*Crataegus monogyna* Jacq. et *Prunus spinosa* L.).

L'arbre dominant est *Ulmus minor* Miller, probablement favorisé par des substrats sableux. Il est nécessaire de rappeler ici que cet arbre est sensible à la graphiose qui constitue l'un des phénomènes les plus marquants dans les forêts de bois durs à l'échelle de l'Europe. Cette maladie, au cours de deux épidémies au XX^e siècle⁵³ (Rubenstein, 2000 ; E. Collin, CEMAGREF de Nogent/Vernisson) a décimé les ormes. Elle est provoquée par deux champignons (*Ophiostoma ulmi* puis *Ophiostoma novo-ulmi*) et véhiculée par un scolyte (Coléoptère). Sur la Loire les ormes ne sont pas en danger d'extinction : leur port « arbustif » est imposé par la maladie et ils se régénèrent par leur base.

La faible inondabilité (qui implique une faible mortalité dans les semis ou les jeunes plants d'arbres), les conditions édaphiques eutrophes et relativement humides expliquent la densité totale d'espèces ligneuses (1800 tiges par hectare) et la présence d'herbacées eutrophes (nitrophiles) mésophiles : *Urtica dioica* L., *Galium aparine* L., *Galanthus nivalis* L., *Glechoma hederacea* L., *Arum maculatum* L., *Lamium maculatum* L., etc.

Les arbres du présent (39 % de la densité totale de tiges) et du passé (13 % représentés par *Quercus robur* L. en phase de sénescence précoce) sont régulièrement représentés dans le profil (fig. 52-A et 52-B). Les couronnes sont généralement symétriques, ce qui indique qu'il y a peu de compétition dans la canopée. Les arbres du présent sont composés de deux ensembles structuraux avec des points d'inversion morphologique relativement bas, probablement à cause de coupes anciennes pour le bois de chauffage. Le premier ensemble structural, le plus haut (20-24 m), est composé de quelques spécimens de *Quercus robur* L. régulièrement répartis dans l'éco-unité. Certains d'entre eux ont été inclus dans la série du passé à cause des signaux de sénescence précoce. Les chênes souffrent d'une diminution du niveau piézométrique de la nappe et des niveaux d'inondation qui serait d'environ 1 à 1,5 m depuis une quarantaine d'années (phénomène d'incision du chenal principal consécutif aux extractions massives de matériaux alluvionnaires dans le lit vif de la Loire après la seconde guerre mondiale). Quelques grands chênes sont colonisés par la liane *Hedera helix* L. qui couvre également le sol. Le second ensemble structural (3-12 m) est principalement composé d'*Ulmus minor* Miller, accompagné par *Crataegus monogyna* Jacq., *Cornus sanguinea* L., *Evonymus europaeus* L. et *Sambucus nigra* L..

Les arbres potentiels (48 % de la densité totale de tiges) se répartissent dans l'ensemble du présent (fig. 53-A et 53-B). Parmi les arbres les plus hauts, on remarque deux chênes et deux ormes de taille sub-adulte. Le groupe est particulièrement riche en jeunes ormes, avec de nombreux petits arbres (*Cornus sanguinea* L., *Sambucus nigra* L.). On note la présence de seulement deux *Fraxinus excelsior* L. qui atteignent 12 à 15 m haut. Les arbres potentiels (surtout *Ulmus minor* Miller) sont riches en *Clematis vitalba* L., à condition de n'être pas plongés dans la pénombre par les arbres les plus hauts. Les jeunes plants de *Clematis vitalba* L. sont en effet plus exigeants en lumière que *Hedera helix* L. (Beekman, 1984 ; Arnold, 1999), ce qui explique leur localisation sous les groupes de jeunes ormes.

On peut admettre la présence de plusieurs petites éco-unités dans des phases de développement différentes, depuis la phase d'aggradation jusqu'à la phase de sénescence précoce (en raison des premières mortalités de *Quercus robur* L.). Mais il est très difficile de délimiter ces éco-unités en l'absence de données dendrologiques.

⁵³ dont la seconde, davantage pathogène, se poursuit actuellement

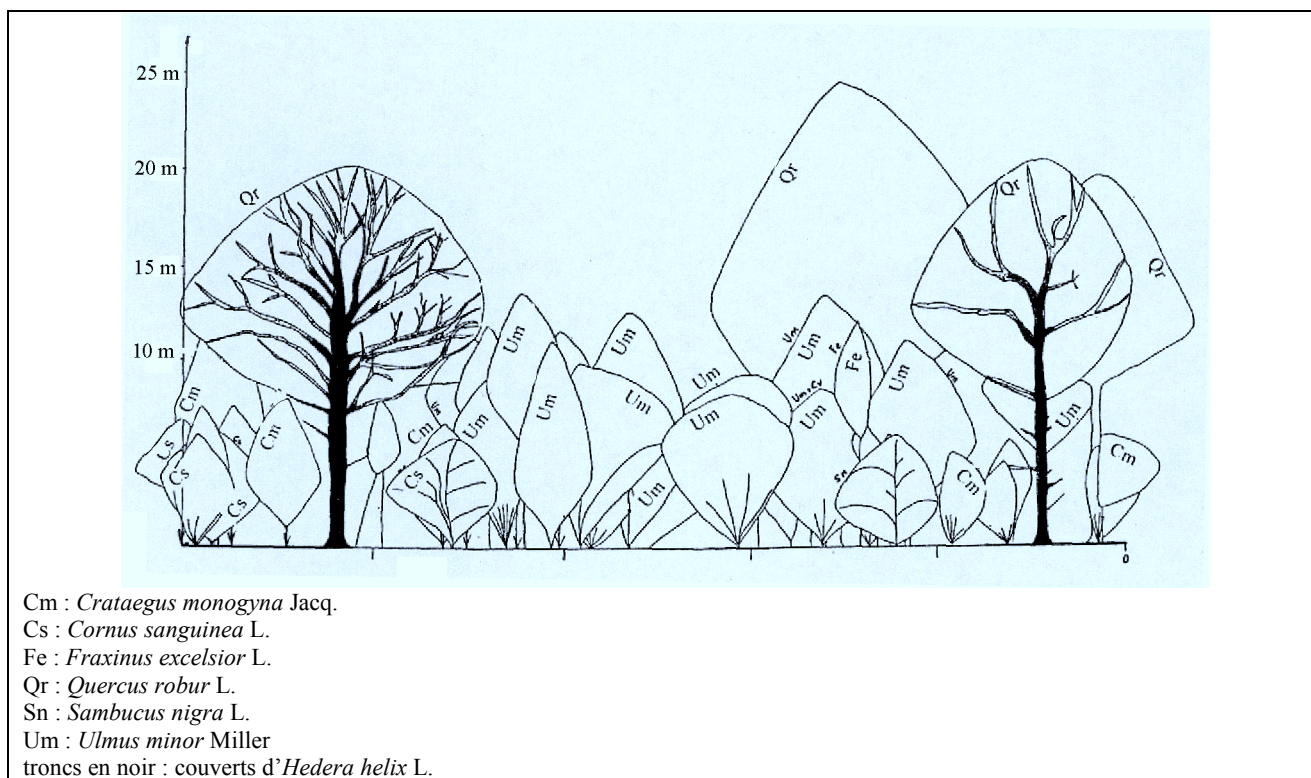


Figure 52-A – Profil vertical des arbres du présent et du passé de la forêt de bois durs du Bec d'Allier

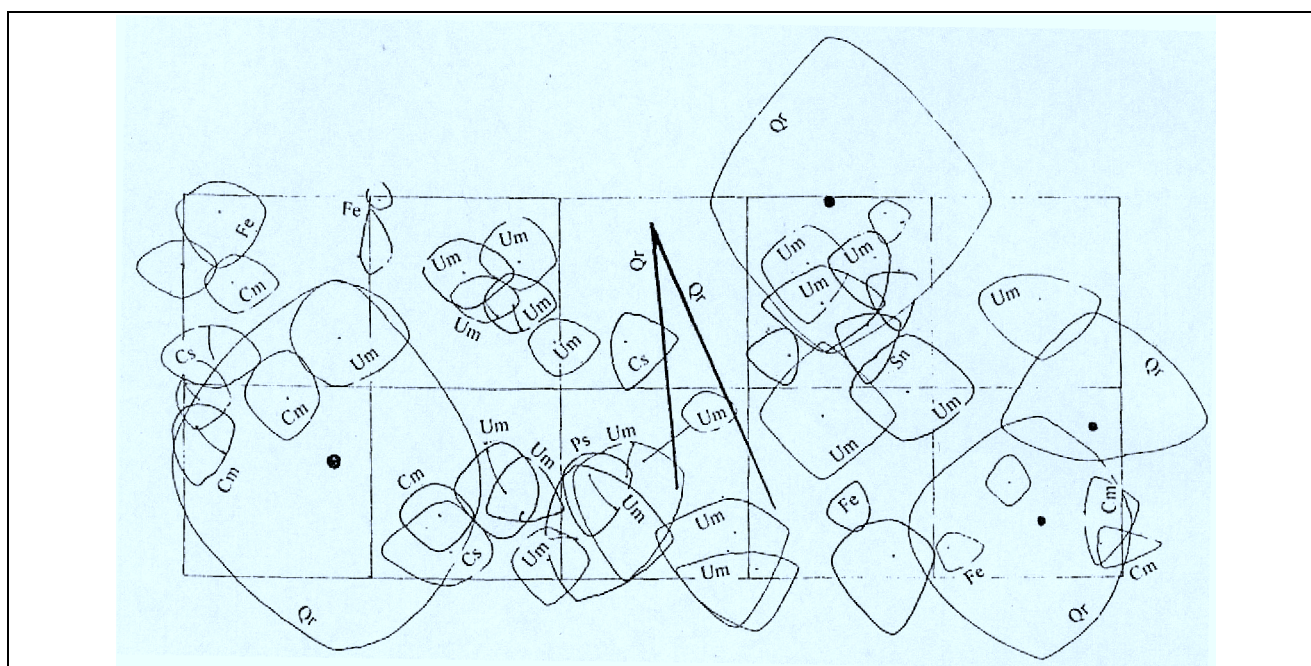


Figure 52-B – Vue en plan des couronnes des arbres du présent et du passé de la forêt de bois durs du Bec d'Allier

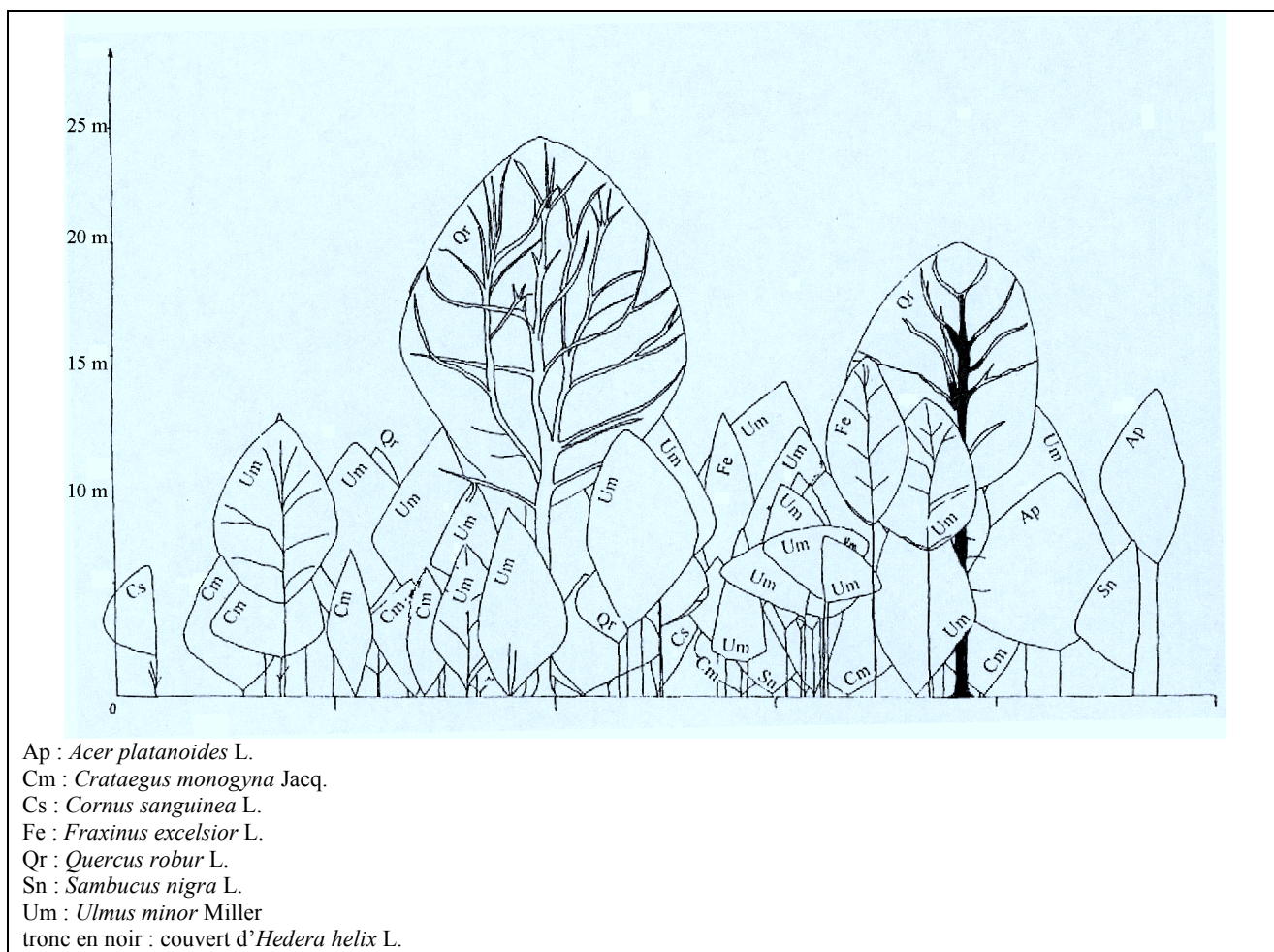


Figure 53-A – Profil vertical des arbres potentiels de la forêt de bois durs du Bec d'Allier

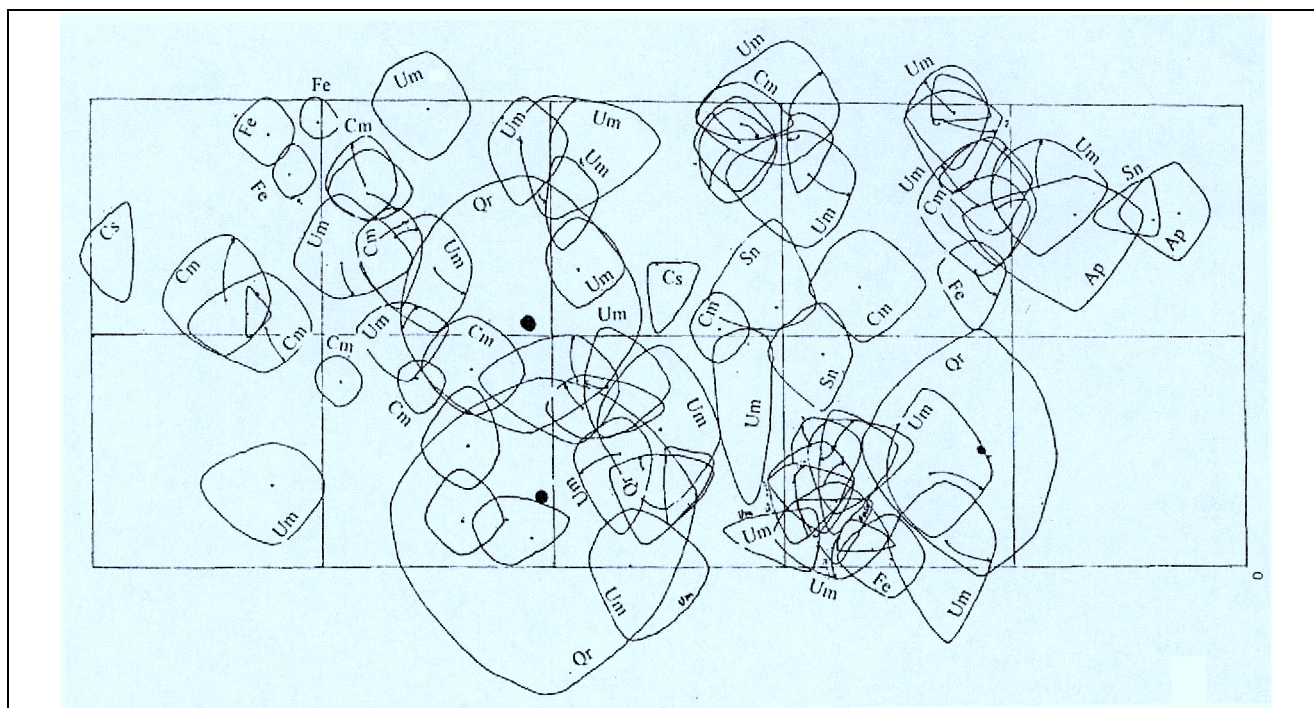


Figure 53-B – Vue en plan des couronnes des arbres potentiels de la forêt de bois durs du Bec d'Allier

5.4.3 SYNTHÈSE ET DISCUSSION

En dehors des deux profils analysés dans le cadre de ce travail, trois autres forêts alluviales ont été étudiées selon une méthodologie similaire : une forêt de bois tendres sur le Rhin (Alsace), deux forêts de bois durs sur le Rhin et le delta du Danube en Roumanie (Schnitzler *et al.*, en cours). La représentativité de ces forêts est sans doute discutable ; nous proposons néanmoins de faire une synthèse des premiers résultats obtenus, qui permettent cependant d'observer les tendances globales des successions.

Les bois tendres et les bois durs représentent des éco-unités différentes caractérisées par leur composition floristique, leur âge et leur taille. Les éco-unités de bois tendres correspondent à des éco-unités pionnières colonisant des sédiments nus ou uniquement végétalisés par des communautés thérophytiques. Leurs propriétés architecturales sont liées aux stratégies typiques des *Salicaceae* : hautes densités des semis dans les phases initiales, puis décroissance du nombre d'individus par la mortalité due aux perturbations (inondation, arrachement). Ces éco-unités peuvent posséder une faible longévité (quelques décennies au plus) ou bien une longévité plus longue (100-150 ans), en fonction du régime d'inondation. Lorsque les inondations sont de faible énergie, les éco-unités peuvent atteindre la maturité. La chute des densités d'arbres s'explique par de vigoureux développements de compétiteurs herbacés (hautes herbes) qui empêchent le développement des jeunes plants des essences de bois durs. Il semble que le développement des éco-unités, et notamment le passage entre celles de bois tendres et celles de bois durs suive le modèle de Connell & Slatyer, 1977 : les espèces pionnières (arbres et herbacées compétitrices) ralentissent le développement des bois durs par compétition racinaire, jusqu'à leur sénescence.

Les caractéristiques écologiques des mosaïques forestières composées d'éco-unités à bois durs sont très différentes de celles à bois tendres. Les bois durs (chêne, ormes, etc.) vivent plus longtemps grâce notamment à un arsenal chimique plus efficace contre les pathogènes (insectes, champignons, etc.). Ces espèces investissent dans une biomasse plus importante et se reproduisent plus tard et de manière moins pléthorique. Ces espèces, qui coexistent souvent pied à pied, créent une architecture complexe.

Cette complexité explique notamment la « rugosité » de la canopée constatée dans les profils (Loire, Rhin, Danube). La rugosité est due surtout à la compétition des petits arbres et des buissons (qui se présentent assez souvent sous forme de clones) ; ils sont favorisés par la trophie du milieu et ils inhibent la croissance des semis d'arbres, notamment en occultant la lumière latérale. La présence de ces petits arbres explique l'ouverture de la canopée.

On observe par ailleurs une grande richesse architecturale conditionnée en partie par les effets de lisière et par les inondations régulières. Ces dernières favorisent en effet l'arrachage des arbres, par diminution de la cohésion des substrats engorgés. Les crues sont également susceptibles de détruire ou d'endommager fortement la croissance de certaines lianes (pour la Loire, cas de vignes vierges échappées de jardin ou d'*Hedera helix* L.) lesquelles peuvent bloquer la croissance de leurs arbres support. Si elles sont détruites lors de la crue, les arbres peuvent poursuivre leur croissance et les espaces inférieurs ainsi libérés peuvent accueillir des nouveaux semis, des petits arbres et des herbacées.

Les éco-unités de bois tendres et de bois durs peuvent ainsi être issues d'une même trajectoire successionnelle, mais il ne s'agit pas d'un cas général. Il n'est donc pas simple de donner un seul schéma de développement forestier, surtout si les sites forestiers résiduels sont en pleine crise écologique sous l'effet d'actions anthropiques ou d'aménagements récents (cas de la forêt de bois durs du Bec d'Allier).

Les concepts architecturaux apportent des réponses intéressantes à l'interprétation des mosaïques forestières à l'échelle du corridor fluvial. Dans les secteurs à dynamique active, les chenaux sont fréquemment remodelés (cas de la Loire) et les éco-mosaïques sont constituées d'éco-unités de bois tendres. La rapidité avec laquelle se déroulent les remplacements des bois tendres (réinitialisation après perturbation) explique que ceux-ci ne connaissent que les phases d'initiation et d'aggradation. Lorsque les chenaux sont plus stables, le développement et l'ajustement des bois tendres peut se poursuivre plus longtemps. Dès lors, on constate une augmentation des pourcentages des éco-unités qui atteignent les phases de maturité ou âgée. De plus, la fragmentation des éco-unités de bois tendres permet aux successeurs précoces (*Fraxinus*, *Ulmus* et probablement *Populus canescens* (Aiton) Sm dans les forêts ligériennes) d'élaborer les premières éco-unités de bois durs.

6 MODELE DE FONCTIONNEMENT DE L'HYDROSYSTEME LIGERIEN

Dans cette partie, on se propose d'effectuer la synthèse des connaissances acquises par la confrontation des données bibliographiques ainsi que les diverses investigations phytoécologiques et leur analyse, à la lumière des concepts développés dans ce travail et aux « réalités » de terrain.

Ainsi, une typologie de la végétation est proposée ; elle est complétée par un inventaire synsystémique qui vise l'exhaustivité. Nous présentons ensuite, grâce à des schémas synthétiques, la dynamique spatiale et temporelle des principales communautés végétales dans les divers compartiments biologiques en fonction des paramètres abiotiques les plus structurants de l'hydrosystème Loire. Enfin, grâce à l'utilisation des outils statistiques, nous exposons l'architecture d'un modèle prédictif (d'aide à l'expertise) d'évolution de la végétation à la suite de choix de gestion ou d'aménagement du fleuve.

6.1 TYPOLOGIE DES COMMUNAUTES VEGETALES

Nous proposons ci-après une typologie de la végétation de la plaine alluviale de la Loire. Cette typologie constitue donc la synthèse de nos investigations réalisées à l'issue de cette thèse. Elle propose de dresser un bilan le plus cohérent possible des différentes communautés végétales. La désignation des différentes unités de végétation repose :

- d'abord sur un déterminisme physionomique (formations végétales),
- sur des considérations en terme d'espèces dominantes et/ou caractéristiques,
- sur l'existence de gradients écologiques marquants au sein de l'hydrosystème ligérien, en particulier ceux liés à l'humidité et à la texture.

Le niveau de précision correspond à des unités paysagères et écosystémiques homogènes. La plupart du temps, le rattachement phytosociologique se fait au niveau de l'alliance, ou plus rarement des associations (communautés forestières). Dans cette typologie, on n'a pas pris en compte les espaces cultivés, urbanisés ou très fortement anthropisés. Pour les habitats d'intérêt communautaire qui correspondent à des communautés végétales, nous avons indiqué leurs codes Natura 2000 (ex. 3270-2)

Par ailleurs, afin de proposer un travail plus complet et plus détaillé, il est apparu nécessaire de réaliser une liste commentée de l'ensemble des groupements végétaux du lit de la Loire au niveau de l'association (annexe 10). Ce travail inédit représente la synthèse synsystémique la plus complète produite jusqu'à présent. Malgré les limites qui sont rappelées, cette synthèse permettra au lecteur de mieux se repérer dans les différents niveaux syntaxonomiques.

6.1.1 COMMUNAUTES AQUATIQUES

Le lit vif de la Loire recèle un nombre assez restreint de plantes aquatiques supérieures. On l'explique par la mobilité extrême des sédiments et par la qualité moyenne à médiocre des eaux (cf. § 2.1.6) On les trouve davantage au niveau des milieux d'eau stagnante ou peu courante, plus ou moins à l'écart du chenal principal. Ces communautés d'hydrophytes sont parfois assez difficiles à cerner ; il n'est donc pas concevable d'en dresser une liste complète.

6.1.1.1 Communautés algales

Seules les communautés algales filamenteuses ou ayant fait l'objet d'une description phytosociologique sont rappelées ici. Les communautés planctoniques font l'objet d'autres travaux (Lair & Reyes-Marchant, 1997).

6.1.1.1.1 Algues filamenteuses et coloniales microphytiques

Ces communautés sont très variées. Des algues filamenteuses se développent essentiellement dans les chenaux secondaires ou dans le chenal principal, sous une faible lame d'eau à la faveur de l'aération provoquée par le courant. D'autres algues coloniales caractéristiques (Corillon, 1981) sont bien représentées comme *Hydrodictyon reticulatum* (L.) Lagerh dans les annexes hydrauliques à la faveur de substrats fortement enrichis en nutriments et d'eaux fortement réchauffées en été.

6.1.1.1.2 Algues benthiques macrophytiques

Il s'agit des communautés à *Characeae*. Ces algues forment plusieurs groupements décrits par Corillon (1981), mais compte tenu de la dégradation de la qualité de l'eau, elles ont fortement régressé, voire quasiment disparu en Loire moyenne (F. Botté, J.-E. Loiseau, com. pers. et observations personnelles). On les rencontre encore dans des eaux stagnantes (annexes hydrauliques fortement déconnectées du chenal principal) en conditions mésotrophes et peuvent former des colonies très importantes. Tout enrichissement de l'eau et du substrat à la faveur d'une reconnexion hydraulique⁵⁴ pourrait entraîner la disparition de ces communautés.

Appartenance phytosociologique

Alliances : *Charion fragilis* Krausch 1964, *Charion vulgaris* (Krause ex Krause & Lang 1977) Krause 1981

Codes Natura 2000

3140 Eaux oligo-mésotrophes calcaires avec végétation benthique à *Chara* spp.

6.1.1.2 Communautés à hydrophytes flottants dominées par les lentilles d'eau

Il s'agit de communautés d'hydrophytes flottants des eaux stagnantes ou à courant très lent. Les plus répandues sont les communautés à lentilles d'eau à *Lemna minor* L., *Lemna gibba* L., *Azolla filiculoides* Lam., *Spirodela polyrhiza* (L.) Schleiden, *Lemna trisulca* L., *Wolffia arrhiza* (L.) Horkel ex Wimme, *Lemna minuta* H.B.K.. Par ailleurs, on rencontre encore fréquemment des groupements à *Hydrocharis morsus-ranae* L.. Des différenciations importantes peuvent être apportées en fonction de la trophie des eaux : *Lemna gibba* se développe plutôt dans des eaux polluées ; *Lemna trisulca*, dans des eaux claires non ou peu polluées.

Appartenance phytosociologique

Lemnion minoris Tüxen ex O.Bolòs & Masclans 1955

Lemnion trisulcae Hartog & Segal 1964

Hydrocharition morsi-ranae Rübel ex Klika in Klika & Hadac 1944

Codes Natura 2000

3150-2 Plans d'eau eutrophes avec dominance de macrophytes libres submergés

3150-3 Plans d'eau eutrophes avec dominance de macrophytes libres flottants (à la surface de l'eau)

3150-4 Rivières, canaux et fossés eutrophes des marais naturels

⁵⁴ Sauf en cas d'amélioration considérable de la qualité générale des eaux de la Loire.

6.1.1.3 Communautés dominées par les potamots

Ces communautés des eaux stagnantes ou à courant très lent se rencontrent dans les annexes hydrauliques (qui peuvent s'assécher) ou en bordure de chenaux secondaires. Il existe plusieurs groupements, souvent en compagnie ou en mosaïque avec les précédents et les suivants. On en distingue essentiellement deux catégories. D'abord un type plutôt eutrophe du *Potamion pectinati* à *Potamogeton berchtoldii* Fieber, *Potamogeton pusillus* L., *Potamogeton crispus* L., *Zannichellia palustris* L., *Najas marina* L., *Najas minor* All., etc. Le second type du *Potamion polygonifolii* regroupe des communautés davantage mésotrophes (le caractère oligotrophe n'existe pas sur la Loire actuellement). Les espèces qui le caractérisent sont *Potamogeton gramineus* L., *Utricularia australis* R. Br., *Ceratophyllum submersum* L., etc.

Appartenance phytosociologique

Potamion pectinati (W.Koch 1926) Libbert 1931

Potamion polygonifolii Hartog & Segal 1964

Codes Natura 2000

3150-1 Plans d'eau eutrophes avec végétation enracinée avec ou sans feuilles flottantes

6.1.1.4 Communautés dominées par les myriophylles et les nénuphars

Ces communautés se trouvent dans des annexes hydrauliques toujours en eau à courant faible à nul, en conditions mésotrophes à eutrophes ; elles sont très répandues. Elles sont dominées par *Myriophyllum spicatum* L., *Myriophyllum verticillatum* L., *Nuphar lutea* (L.) Sm., *Elodea canadensis* Michaux, *Polygonum amphibium* L., *Potamogeton natans* L., *Potamogeton lucens* L., *Ceratophyllum demersum* L., etc.

Appartenance phytosociologique

Nymphaeion albae Oberd. 1957

6.1.1.5 Communautés dominées par les renoncules aquatiques des eaux stagnantes

Ces communautés se rencontrent en eaux stagnantes peu profondes (assec estival). Elles sont plus fréquentes dans les vals ou aux abords des petits affluents. Elles sont caractérisées par *Ranunculus aquatilis* L., *Ranunculus peltatus* Schrank, *Ranunculus trichophyllus* Chaix, *Veronica beccabunga* L., *Hottonia palustris* L., divers *Callitriche*, etc.

Appartenance phytosociologique

Ranunculion aquatilis Passarge 1964

Codes Natura 2000

3260-3 Rivières (à Renoncules) oligo-mésotrophes à méso-eutrophes acidoclines à neutrophiles

3260-4 Rivières (à Renoncules) oligo-mésotrophes à méso-eutrophes basiclines

6.1.1.6 Communautés dominées par les renoncules aquatiques des eaux courantes

Ces communautés, se rencontrent en eaux courantes dans le chenal principal et dans les bras secondaires. Compte tenu de la dégradation de la qualité des eaux, ces communautés sont assez rares en bord de Loire. Il subsiste toutefois encore de beaux herbiers, notamment en amont du Bec d'Allier et en Saône-et-Loire. Les espèces caractéristiques sont *Ranunculus fluitans* Lam. et *Ranunculus penicillatus* (Dumort.) Bab.

Appartenance phytosociologique*Batrachion fluitantis* Neuhäusl 1959**Codes Natura 2000****3260-4** Rivières (à Renoncles) oligo-mésotrophes à méso-eutrophes basiclinales**3260-5** Rivières eutrophes à hypertrophes d'aval, neutres à basiques

6.1.2 COMMUNAUTES D'HÉLOPHYTES, MEGAPHORBAIES ET OURLETS RIVERAINS

Il s'agit de communautés que l'on rencontre sur des surfaces plus ou moins grandes, qui ont besoin d'une nappe d'eau proche et/ou d'un substrat de texture suffisamment fine pour permettre une bonne rétention de l'eau. Elles se localisent soit au niveau des berges, soit aux abords des annexes hydrauliques, soit encore dans les espaces marécageux des vals.

6.1.2.1 Communautés d'amphiphytes

Au niveau des boires et des bras morts se développent des communautés végétales parfois difficiles à identifier, d'autant plus qu'elles sont susceptibles de se succéder dans le temps au cours de la saison. Ces communautés, composées d'amphiphytes (Corillion, 1981) appartiennent au *Phragmition communis* ou à l'*Oenanthion aquaticae* avec *Butomus umbellatus* L., *Sagittaria sagittifolia* L., *Alisma plantago-aquatica* L., *Rorippa amphibia* (L.) Besser, *Eleocharis palustris* (L.) Roemer & Schultes, *Iris pseudacorus* L., *Oenanthe aquatica* (L.) Poiret, *Phalaris arundinacea* L., etc.

Le long des petits affluents ou dans les vals, on rencontre des groupements à *Glyceria fluitans* (L.) R. Br., *Nasturtium officinale* R. Br., *Apium nodiflorum* (L.) Lag. etc.

Appartenance phytosociologique*Phragmition communis* W.Koch 1926*Oenanthion aquaticae* Heijn ex Neuhäusl 1959*Nasturtio officinalis-Glycerietalia fluitantis* Pignatti 1953

6.1.2.2 Roselières

6.1.2.2.1 Phragmitaies

Les phragmitaies sont rares et d'importance limitée dans le lit endigué de la Loire moyenne. En effet, la forte amplitude annuelle de variation des lignes d'eau et le substrat drainant ne permettent pas leur installation. En revanche, dans les vals, elles peuvent s'étendre sur de vastes surfaces, mais elles ont souvent été drainées et substituées par l'extension de la populiculture. Elles sont dominées par *Phragmites australis* (Cav.) Steudel. Le roseau possède un comportement monopoliste et forme des peuplements clonaux très purs notamment dans des conditions de grande hygrophilie (Pautou & Ponsero, 1996). Ces phragmitaies peuvent toutefois être enrichies par des hélophytes et divers amphiphytes mentionnés ci-avant et ci-après.

Appartenance phytosociologique*Phragmition communis* W.Koch 1926

6.1.2.2.2 Autres roselières

En fonction des conditions stationnelles (humidité notamment) et de la physionomie apportée par les espèces dominantes, on peut identifier des communautés à *Glyceria maxima* (Hartman)

Holmberg ou glycères, à *Typha latifolia* L., *Typha angustifolia* L.), à *Sparganium erectum* L., à *Equisetum fluviatile* L. (Prêle des eaux), à *Schoenoplectus lacustris* (L.) Palla, etc.

Appartenance phytosociologique

Phragmites communis W.Koch 1926

6.1.2.3 Mégaphorbaies

Situées à l'écart du chenal principal, elles se développent plutôt dans les dépressions à proximité des boires ou des bras morts. Les espèces les plus fréquemment rencontrées sont *Lythrum salicaria* L., *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim., *Stachys palustris* L., *Eupatorium cannabinum* L., *Lysimachia vulgaris* L., *Phalaris arundinacea* L., *Thalictrum flavum* L., *Epilobium hirsutum* L., *Althaea officinalis* L., etc.

Appartenance phytosociologique

Convolvulion sepium Tüxen in Oberd. 1957

Thalictrum flavi-Filipendulion ulmariae de Foucault 1984

Codes Natura 2000

6430-1 Mégaphorbaies mésotrophes collinéennes

3260-5 Rivières eutrophes à hypertrophes d'aval, neutres à basiques

6.1.2.4 Phalaridaies

Les phalaridaies à *Phalaris arundinacea* L. sont de deux types. Le premier concerne des groupements équilibrés hygrophiles, soumis presque directement aux perturbations de la dynamique fluviale avec des substrats assez grossiers (sables et limons), plus ou moins riches en espèces (*Iris pseudacorus* L., *Agrostis stolonifera* L., *Lythrum salicaria* L., *Scrophularia umbrosa* Dumort., *Lysimachia vulgaris* L., etc.). On les rencontre principalement le long des berges du chenal principal ou des bras secondaires. Elles surmontent en général les cariçaies à *Carex riparia* Curtis, et peuvent être pénétrées par les espèces du *Bidentation tripartitae*, ou bien entrent en contact avec les mégaphorbaies précédemment décrites ou les ourlets riverains. On les observe également en tant que strate herbacée dans les forêts de bois tendres clairsemées.

Le second type concerne des phalaridaies rudérales pauvres en espèces, soit davantage pionnières (soumise à une très forte dynamique fluviale), soit sur des substrats riches en nutriments avec de forts peuplements clonaux d'*Urtica dioica* L. Ce groupement s'observe également en sous strate de la forêt de bois tendres.

Appartenance phytosociologique

Phragmites communis W.Koch 1926

Phalaridion arundinaceae Kopeck_ 1961

6.1.2.5 Ourlets riverains

Ces ourlets mésohygrophiles à mésophiles surmontent en général les phalaridaies et forment une transition avec les communautés de bois tendres. Ils sont caractérisés par la présence de *Calystegia sepium* (L.) R. Br., *Symphytum officinale* L., *Aristolochia clematitis* L., *Rubus caesius* L., etc. Cette dernière espèce peut parfois être dominante en haut de berge.

Les groupements de plantes spontanées peuvent être colonisés par des espèces étrangères qui peuvent former des peuplements monospécifiques à part entière : *Fallopia x bohémica* (Chrtek &

Chrtekova) Bailey, *Aster lanceolatus* Willd., ou plus modestement, *Solidago gigantea* Aiton, *Impatiens glandulifera* Royle.

Dans des conditions d'ourlet strict davantage mésophile, on rencontre les espèces des *Glechometalia hederaceae* : *Galium aparine* L., *Alliaria petiolata* (M. Bieb.) Cavara & Grande, *Chaerophyllum temulum* L., etc.

Appartenance phytosociologique

Convolvulion sepium Tüxen in Oberd. 1957

Aegopodion podagrariae Tüxen 1967

Galio aparines-Alliarion petiolatae W.Lohmeyer & Oberd. in Oberd., Görs, Korneck, W. Lohmeyer, Th. Müll., G. Phil. & P. Seibert 1967

Codes Natura 2000

6430-4 Mégaphorbiaies eutrophes des eaux douces

6430-6 Végétations des lisières forestières nitrophiles, hygrocines, héliophiles à semi-héliophiles

6430-7 Végétations des lisières forestières nitrophiles, hygrocines, semi-sciaphiles à sciaphiles

6.1.2.6 Magnocariçaies

Les magnocariçaies à *Carex acutiformis* Ehrh., *Carex riparia* Curtis, *Carex acuta* L. forment l'essentiel des cariçaies frangeantes en bordure du lit vif caractéristiques du paysage ligérien (rauches ou rouches).

Appartenance phytosociologique

Magnocaricion elatae W.Koch 1926

Carici pseudocyperi-Rumicion hydrolapathi Passarge 1964

6.1.3 COMMUNAUTES HERBACEES DU LIT MINEUR

6.1.3.1 Communautés des grèves humides à développement estival

Ces communautés, dominées par les thérophytes, se développent sur des grèves humides à relativement sèches dans le lit mineur de la Loire pendant la période d'étiage estival et automnal. Il s'agit de communautés pionnières sur les alluvions inondées pendant la plus grande partie de l'année. Ces alluvions sont essentiellement sableuses et généralement bien pourvues en nutriments. La végétation est sujette à une multiplicité de variables stationnelles, ce qui rend souvent délicate la hiérarchisation des gradients écologiques. Toutefois, on peut considérer que les paramètres alimentation en eau, composition granulométrique du substrat et richesse en nutriments sont ceux qui discriminent le mieux les différents groupements végétaux, alors que les paramètres biotiques comme la compétition inter et intra-spécifique semblent assez négligeables.

6.1.3.1.1 Communautés pionnières des sables humides du Chenopodion rubri

On pourra se reporter aux synthèses phytosociologiques et écologiques qui ont été réalisées sur le *Chenopodion rubri* (Koch, 1926 ; Nordhagen, 1939-1940 ; Tüxen, 1950) et en particulier pour la Loire : Wisskirchen, 1995 ; Wisskirchen & Loiseau, 1999 ; Cornier & Botté, à paraître) ; nous proposons toutefois ici un paragraphe qui résume l'essentiel des caractéristiques de ces communautés hautement spécifiques pour la Loire.

Ces communautés se développent sur des sables humides du lit mineur pendant l'étiage estival de la Loire. Pour qu'elles se développent, il est nécessaire que les plantes puissent croître sans concurrence, ce qui est le cas sur des grèves mobiles submergées une grande partie de l'année.

Les petites « crues » de fin d'été ou de début d'automne ou les montées des eaux dues aux vidanges des réservoirs amont (barrage de Villerest en particulier) provoquent des stress plus ou moins intenses et induisent une variation dans la composition floristique ou dans la physionomie selon l'aptitude des plantes à résister à l'arrachement ou aux dépôts limoneux superficiels.

La dissémination des graines et l'installation des plantules sont liées aux conditions hydrologiques qui règnent lors du dépôt des graines. Déposées trop haut, elles entrent en concurrence ou en mosaïque avec d'autres communautés végétales pérennes ou bien elles peuvent se trouver dans des situations trop sèches (substrat filtrant) pour permettre la germination et le développement. Par ailleurs, certaines espèces ont besoin d'une forte humidité du substrat lors de la germination et/ou des premiers stades de développement, avant de s'accommoder de conditions plus sèches (baisse par paliers de la ligne d'eau).

Ces communautés sont fortement sensibles aux conditions climatiques. La germination et la croissance des plantes (au moins certaines d'entre-elles) sont influencées par les conditions de température et d'humidité de l'air (orages estivaux) aux moments critiques du développement.

Les petites variations de l'altitude relative des bancs d'alluvions par rapport à la ligne d'eau d'étiage sont importantes, car elles conditionnent l'alimentation en eau et secondairement en nutriments dissous. Sur les rebords des îles de la Loire, la superposition de deux niveaux granulométriques différents peut entraîner l'apparition des groupements de façon linéaire.

La composition granulométrique du substrat est en effet un facteur essentiel dans la distribution des espèces et des groupements. Les espèces les plus xérophiles se localisent sur le substrat le plus grossier et/ou le plus élevé topographiquement et les espèces les plus hygrophiles sur le substrat le plus fin et/ou le plus proche de l'eau (ou de la nappe). Dans les zones balayées par le courant à plus forte granulométrie, les espèces ne peuvent s'installer que localement (densité plus faible) dans les interstices plus riches en eau et en nutriments (matière organique).

La richesse en nutriments du substrat ou de l'eau influe sur l'abondance relative des différentes espèces. Il existe des gradients longitudinaux de fréquence de certaines espèces le long du cours de la Loire (Wisskirchen *et al.*, 1998). Ainsi, si *Chenopodium rubrum* L. est peu commun en Loire méridienne, il devient très fréquent en Touraine. On attribue un tel gradient à la richesse de l'eau en nutriments : eaux plus riches en azote, phosphore, potassium et nettement plus minéralisées en Loire occidentale par rapport à l'amont du Bec d'Allier. Concernant les groupements, à titre d'exemple, le *Chenopodio polyspermi-Corrigioletum littoralis*, se développe sur des substrats globalement moins bien pourvus en nutriments que pour le *Chenopodietum glauco-rubri*.

La chorologie des espèces autochtones est peu variée, mais on constate la présence de nombreuses plantes d'origine étrangère d'introduction plus ou moins récente. Leur distribution peut être conditionnée par l'existence de « barrières climatiques » : par exemple, la subtropicale américaine *Paspalum distichum* L., commune en Loire occidentale, n'atteint pas Orléans. D'autres taxons ont une répartition conditionnée par leur zone d'introduction originelle : pour *Echinochloa muricata* (P. Beauv.) Fernald, en amont du Bec d'Allier, on ne rencontre que la sous-espèce *muricata* sur la Loire et que la sous-espèce *microstachya* sur l'Allier ; les deux taxons sont mélangés au moins jusqu'en Touraine. Comme Jauzein (1995) le suggère, certaines espèces introduites en faible nombre sont en cours de différenciation génétique (exemple des *Xanthium*).

Les groupements végétaux possèdent des physionomies très diverses. Le recouvrement peut être très clairsemé (< 5 %) à très dense (# 80-90 %). Cela s'explique par les conditions qui ont régné lors de l'établissement de ces groupements et les effets de mosaïque ou d'interpénétration avec les groupements voisins (« strates »). La hauteur et l'aspect des plantes varient également en fonction de l'alimentation en eau, de la richesse en nutriments et des conditions de développement. On peut

rencontrer à peu de distance des individus d'une même espèce avec un port prostré ou bien avec un développement très important. Certaines espèces sont uniquement présentes sous forme de rosettes ou de tiges stériles. Sur le même site, le retrait progressif de l'eau entraîne la superposition de plusieurs groupements.

Les espèces caractéristiques et les plus courantes des groupements du *Chenopodium rubri* sont : *Chenopodium rubrum* L., *Chenopodium ambrosioides* L., *Corrigiola littoralis* L., *Amaranthus blitum* subsp. *emarginatus* (Moq. ex Uline & Bray) Carretero, *Cyperus fuscus* L., *Echinochloa muricata* (P. Beauv.) Fernald, *Polygonum lapathifolium* subsp. *brittingeri* (Opiz) Jav., *Xanthium orientale* L., etc.

Appartenance phytosociologique

Chenopodium rubri (Tüxen ex Poli & J.Tüxen 1960) Kopeck_ 1969

Codes Natura 2000

3270-2 *Chenopodium rubri* du lit de la Loire

6.1.3.1.2 Communautés pionnières des vases exondées du *Nanocyperion flavescentis*

Il s'agit des communautés pionnières hygrophiles et héliophiles les plus proches des eaux à l'étiage. Elles se développent sur des grèves humides limono-vaseuses à sablo-vaseuses riches en azote assimilable. Elles se présentent sous la forme d'un tapis ras. Elles ont été décrites sur la Loire par Corillon, 1971, 1982.

Les conditions stationnelles qui président à l'installation et au développement des communautés du *Nanocyperion flavescentis* sur les grèves de la Loire sont assez proches de celles du *Chenopodium rubri*, avec lesquelles elles forment une mosaïque complexe. Elles sont également propres à la Loire et à l'Allier. Mais, la caractérisation du *Nanocyperion flavescentis* reste plus aisée car cette alliance comporte un nombre d'espèces et de groupements plus réduits, compte tenu d'amplitudes écologiques plus restreintes. Les espèces discriminantes sont : *Cyperus michelianus* (L.) Link, *Cyperus fuscus* L., *Gnaphalium uliginosum* L., *Lindernia dubia* (L.) Pennell, *Lindernia dubia* subsp. *major* (Pursh) Pennell, *Limosella aquatica* L., *Lythrum portula* (L.) D.A. Webb, *Ludwigia palustris* (L.) Elliott, et certains cryptogames comme le *Botrydium granulatum*, ou *Riccia* sp.

Les communautés du *Nanocyperion flavescentis* sont généralement situées à des niveaux topographiques à peine inférieurs à ceux du *Chenopodium rubri* vers lesquels elles peuvent d'ailleurs évoluer au cours de l'été, notamment par minéralisation de la matière organique.

A la différence du *Chenopodium rubri* qui ne semble pas en danger, voire même en extension sur la Loire et l'Allier (Frain, 1995), ces communautés sont menacées par la qualité médiocre des eaux qui provoque la raréfaction et même la disparition de certaines espèces comme *Pycnus flavescentis* (L.) Reichenb., *Limosella aquatica* L. ou *Lindernia palustris* F.X. Hartmann (cette espèce semble avoir été éliminée par la compétition des deux autres taxons exotiques, J.-E. Loiseau, com. pers.). Le *Nanocyperion flavescentis* est également à surveiller dans la mesure où l'on soupçonne les effets des éventuels soutiens d'étiage excessifs en été (conséquence de l'ennoiement prolongé) qui pourraient entraîner une régression (Loiseau & Felzines, 1995 ; Loiseau, 2001 ; Cornier & Botté, à paraître). La répétitivité des lâchers de barrage à des dates presque fixes entraînant l'engluement des fleurs ou des fruits en formation, pourrait engendrer une diminution du stock de graines, voire à terme une sélection différentielle des espèces ou des populations les plus précoces et/ou les plus élevées topographiquement. La chenalisation excessive de la Loire consécutive à l'incision du lit et à la diminution de la divagation latérale (stabilisation des berges) entraîne une perte d'habitat physique par régression des grèves mobiles. L'ensemble de ces raisons

explique qu'à l'heure actuelle, le *Nanocyperion flavescens* se cantonne préférentiellement aux abords des boires et a fortement régressé au niveau des grèves du lit vif.

Appartenance phytosociologique

Nanocyperion flavescens W.Koch ex Libbert 1932

Codes Natura 2000

3130-3 Communautés annuelles mésotrophiques à eutrophiques, de bas-niveau topographique, planitiaires des régions continentales, des *Isoeto-Juncetea*

6.1.3.1.3 Communautés des basses vaseuses du lit mineur du *Bidention tripartitae*

Ces communautés, davantage pourvues en espèces vivaces par rapport aux deux précédentes jouxtent généralement les précédentes, mais elles se localisent soit au niveau de petites dépressions (vasques, basses) au sein des grèves du lit mineur ou jalonnent les berges. En surface, ces basses sont notablement enrichies en limons et en matière organique. Elles sont constituées par des espèces nitrophiles de taille souvent plus importante : *Bidens tripartita* L., *Bidens cernua* L., *Bidens frondosa* L., *Polygonum lapathifolium* L., *Polygonum hydropiper* L., *Cyperus esculentus* L., *Pulicaria vulgaris* Gaertn., *Rumex maritimus* L., *Echinochloa crus-galli* (L.) P. Beauv., *Leersia oryzoides* (L.) Swartz, etc.

Ces communautés, ainsi que celles du *Chenopodion rubri* dans une moindre mesure sont de plus en plus souvent substituées (Loire occidentale) par :

- des peuplements à *Ludwigia peploides* (Kunth) P.H. Raven et/ou *Ludwigia grandiflora* (Michaux) Greuter & Burdet d'origine sud-américaine ; ces plantes sont fortement monopolistes et forment des peuplements presque purs qui contribuent à la diminution de la diversité des groupements préexistants du *Bidention tripartitae* (cf. § 3.4.2.5).
- des peuplements à *Paspalum distichum* L. (graminée subtropicale américaine) au comportement également monopoliste. Cette plante se rencontre dans des conditions similaires aux précédentes : soit elle participe aux mêmes groupements, soit elle se rencontre sur de substrats davantage sableux (plus près du courant ou à des niveaux topographiques légèrement supérieurs).

Appartenance phytosociologique

Bidention tripartitae Nordh. 1940

Codes Natura 2000

3270-1 *Bidention* des rivières et *Chenopodion rubri* (hors Loire)

6.1.3.2 Communautés des hautes grèves

6.1.3.2.1 Communauté à *Hieracium peleterianum* subsp. *ligericum* et *Corynephorus canescens*

Cette communauté est représentée par une association endémique du bassin de la Loire. Elle est essentiellement présente en amont du Bec d'Allier et se localise en haut de grève sur un substrat à composition granulométrique grossière (sables grossiers, graviers). Elle est caractérisée par la présence de plantes vivaces comme *Hieracium peleterianum* subsp. *ligericum* Zahn, voire de *Hieracium periphanoides* Zahn, taxons endémiques de la Loire et de l'Allier. Ce groupement neutrophile à légèrement acidophile peut être enrichi par *Mibora minima* (L.) Desv., *Micropyrum tenellum* (L.) Link, *Sedum rubens* L., *Holosteum umbellatum* L. ou d'autres espèces du *Corynephorion canescens*. L'association se trouvant assez bas par rapport au niveau de l'eau, elle peut être régulièrement inondée de l'automne jusqu'au printemps. Les espèces qui la composent sont relativement oligotrophes. Par conséquent, il est probable que l'absence de ce groupement en

aval du Bec d'Allier soit liée d'une part, à l'absence de grèves suffisamment « oligotrophes » et acidiphiles, notamment du fait de la qualité médiocre des eaux d'inondations, et d'autre part à une divagation insuffisante du fleuve dans son espace de liberté. D'ailleurs, les espèces caractéristiques de cette association ne disparaissent pas en aval du Bec d'Allier, mais se réfugient dans d'autres groupements de l'alliance ou d'alliances voisines, mais peu inondables.

Appartenance phytosociologique

Corynephorion canescentis Klika 1931 : ***Hieracio ligerici-Corynephorion canescentis*** Loiseau et Felzines 1990

Codes Natura 2000

6120 Pelouses pionnières à post-pionnières sur sables silico-calcaires à calcaires, plus ou moins fixés

6.1.3.2.2 Communautés pionnières alluviales des sables du lit mineur (friches herbacées héliophiles)

Ces communautés pionnières sont très diverses, appartiennent à des unités syntaxonomiques différentes et forment en réalité sur le terrain, par combinaisons, une grande variété de groupements souvent difficiles à circonscrire. Elles se présentent généralement sous forme de friches herbacées héliophiles ouvertes sur substrats sableux à graveleux. Pendant, la période estivale, le substrat grossier engendre des conditions mésoxérophiles à xérophiles qui favorisent les espèces stress-résistantes à la sécheresse. On peut identifier les communautés :

- de l'***Onopordion acanthii***, friches héliophiles, thermophiles et mésoxérophiles dominées par de grands chardons avec *Cirsium eriophorum* (L.) Scop., *Carduus nutans* L., *Reseda lutea* L., *Onopordum acanthium* L., etc.
- du ***Dauco carotae-Melilotion albi***, qui se présente sous forme de friches ouvertes sur sables ou graviers plus ou moins remués à l'occasion des crues, en conditions mésoxérophiles à xérophiles. Les groupements sont nombreux : ils sont dominés par *Daucus carota* L., *Picris hieracioides* L., *Picris echinoides* L., *Berteroa incana* (L.) DC., *Artemisia vulgaris* L., *Tanacetum vulgare* L., *Echium vulgare* L., *Melilotus albus* Medik., *Verbascum thapsus* L., *Plantago scabra* Moench, *Scrophularia canina* L., diverses *Oenothera* et leurs hybrides, etc.
- du ***Polygonum arenastri-Coronopodium squamati***, qui s'établissent sur des alluvions sableuses davantage tassées, le long des chemins, des décombres en conditions xérophiles. Elles se présentent sous forme de gazons ras ouverts, avec *Matricaria discoidea* DC., *Polygonum aviculare* L., *Eragrostis minor* Host., *Poa annua* L., *Poa bulbosa* L., *Plantago coronopus* L., *Spergularia rubra* (L.) J. & C. Presl, *Herniaria glabra* L., *Potentilla argentea* L., *Lepidium ruderales* L., etc.
- du ***Scleranthion annui***, assez proches des précédentes, également sur substrat tassé ; elles sont caractérisées par la présence de *Spergula arvensis* L., *Scleranthus annuus* L., *Aphanes arvensis* L., *Matricaria recutita* L., etc.
- du ***Sisymbrium officinalis***, qui s'établissent sur des grèves sableuses dans des conditions d'humidité et de lumière assez diverses. Ces communautés rudérales peuvent, dans une certaine mesure, former une « large » transition entre les communautés hygrophiles des grèves et les pelouses xérophiles du ***Thero-Airion*** ou du ***Corynephorion canescentis***. Ces diverses communautés sont caractérisées par *Sisymbrium officinale* (L.) Scop., *Torilis japonica* (Houtt.) DC., *Bromus sterilis* L., *Hordeum murinum* L., *Conyza canadensis* (L.) Cronq., *Panicum capillare* L., *Chenopodium botrys* L., *Lactuca serriola* L., etc.
- du ***Chenopodium muralis***, communautés rudérales bien pourvues en nutriments qui accompagnent souvent les précédentes, mais en conditions plus nettement héliophiles,

thermophiles et xérophiles, avec *Chenopodium murale* L., *Portulaca oleracea* L., *Amaranthus deflexus* L., *Amaranthus retroflexus* L., etc.

- des ***Chenopodietalia albi***, qui rassemblent un grand nombre de groupements que l'on retrouve en bordure de champs cultivés (cultures sarclées) sur substrats limono-sableux riches en nutriments, mais peuvent s'étendre sur des grèves hautes remaniées. Les espèces les plus caractéristiques de ces groupements sont : *Echinochloa crus-galli* (L.) P. Beauv., *Setaria viridis* (L.) P. Beauv., *Setaria pumila* (Poir.) Roemer & Schultes, *Spergula arvensis* L., *Dichanthium ischaemum* (L.) Roberty, *Veronica arvensis* L., *Mercurialis annua* L., *Aethusa cynapium* L., *Euphorbia peplus* L., *Galinsoga quadriradiata* Ruiz & Pavon, *Sonchus oleraceus* L., *Apera spica-venti* (L.) P. Beauv., *Kickxia spuria* (L.) Dumort., *Fumaria officinalis* L., *Digitaria sanguinalis* (L.) Scop., *Datura stramonium* L., etc.

Appartenance phytosociologique

Onopordion acanthii Braun-Blanq. in Braun-Blanq., Gajewski, Wraber & Walas 1936

Dauco carotae-Melilotion albi Görs ex Oberd., Görs, Korneck, W.Lohmeyer, Th. Müll., G. Phil. & P. Seibert 1967

Polygono arenastri-Coronopodion squamati Braun-Blanq. ex Sissingh 1969

Scleranthion annui (Kruseman & Vlieger 1939) Sissingh in V.Westh., Dijk, Passchier & Sissingh 1946

Sisymbrium officinalis Tüxen, W.Lohmeyer & Preising in Tüxen 1950

Chenopodion muralis Braun-Blanq. in Braun-Blanq., Gajewski, Wraber & Walas 1936

Chenopodietalia albi Tüxen & W.Lohmeyer in Tüxen 1950 : ***Diplotaxion erucoidis*** Braun-Blanq. in Braun-Blanq., Gajewski, Wraber & Walas 1936, ***Panico crus-galli-Setarion viridis*** Sissingh in V.Westh., Dijk, Passchier & Sissingh 1946, ***Veronico agrestis-Euphorbion pepli*** Sissingh ex Passarge 1964, ***Eragrostion minoris*** Tüxen in Slavnic 1944 apud Tüxen 1950

6.1.4 PRAIRIES, LANDES, FRICHES ET AUTRES COMMUNAUTES A L'ECART DU LIT MINEUR

6.1.4.1 Communautés hygrophiles

6.1.4.1.1 Communautés hygrophiles des dépressions pacagées

Ces communautés sont localisées dans les dépressions enrichies en limons et inondées pendant la période hivernale soit au sein de vastes francs-bords, soit à l'écart dans la plaine alluviale. Ces espaces prairiaux sont en général pâturés. Ils se présentent sous la forme d'une végétation gazonnante caractérisée par *Alopecurus geniculatus* L., *Agrostis stolonifera* L., *Cerastium dubium* (Bast.) Guépin, *Rumex crispus* L., *Potentilla anserina* L., *Plantago major* L., *Mentha pulegium* L., etc.

Appartenance phytosociologique

Lolio perennis-Potentillon anserinae Tüxen 1947

Ranunculo sardoi coll.-Plantaginion majoris ssp. intermediae Julve 1993

Radiolion linoidis Pietsch 1971 (***Poo annuae-Cerastietum dubii*** Libbert 1939)

6.1.4.1.2 Prairies à *Elytrigia repens* et *Rumex crispus*

Ces prairies sont dominées par *Elytrigia repens* (L.) Desv. ex Nevski et *Rumex crispus* L. et succèdent topographiquement aux communautés précédentes. Elles sont souvent pâturées et se rencontrent dans les points bas, parfois au sein de vastes prairies globalement mésophiles.

Appartenance phytosociologique

Bromion racemosi Tüxen 1951 *pro parte* (# ***Agropyro-Rumicion*** Nordh. 40)

6.1.4.1.3 Communauté printanière à *Myosurus minimus*

Cette communauté est représentée par une association qui se développe localement (quelques mètres carrés) sur un substrat fortement enrichi en limons en surface (recouvrant des sables) et inondé pendant l'hiver. Assez discret, ce groupement se caractérise par la présence de *Myosurus minimus* L., *Ranunculus sardous* Crantz, *Veronica acinifolia* L., *Veronica peregrina* L., *Lythrum hyssopifolia* L., etc. Ce groupement est ensuite remplacé par diverses communautés estivales davantage xérophiles.

Appartenance phytosociologique

Radiolion linoidis Pietsch 1971 (***Myosuro minimi-Ranunculetum sardoi*** Diéumont, Sissingh & Westhoff 1940)

6.1.4.1.4 *Cariçaies*

Ces cariçaies se situent plus volontiers dans les vals sur substrats argilo-limoneux (en bordure de petits cours d'eau ou de zones marécageuses). Elles sont composées par de grandes laïches qui peuvent être dominantes : *Carex cuprina* (Sandor ex Heuffel) Nendtwich ex A. Ker, *Carex vulpina* L., *Carex pseudocyperus* L., *Carex vesicaria* L., beaucoup plus rarement *Carex elata* All.

Appartenance phytosociologique

Magnocaricion elatae W.Koch 1926

Carici pseudocyperi-Rumicion hydrolapathi Passarge 1964

6.1.4.2 Prairies humides atlantiques

Ces prairies ne se rencontrent que dans la partie la plus occidentale du cours de la Loire. Elles se développent surtout à l'occasion d'un lit endigué élargi, particulièrement en Anjou ou bien dans les vals. Elles ne sont guère ou non représentées en amont de Tours pour des raisons anthropiques (lit endigué resserré et cultures dans les vals). D'un grand intérêt patrimonial floristique et faunistique (notamment ornithologique, car abritant le Râle des genêts), elles ont été abondamment décrites par de Foucault, 1984 ; Hendoux & Géhu, 1992 ; Dupont, 1986, 1994, 1995 ; Daudon, 1994, 1995 ; Grévillet & Müller, 1994, 1995, 1996 ; Barreau, 1996-A et 1996-B, Pineau ; 1995, Godreau *et al.*, 1999.

6.1.4.2.1 *Prairies hygrophiles*

Ces prairies sont inondées plusieurs mois par an et se rencontrent sur des substrats limono-argileux. Une des associations végétales les plus remarquables est le ***Gratiolo-Oenanthetum fistulosae*** (GOF). Ces groupements qui prennent place dans les dépressions ou en ceinture des boires sont davantage caractérisés par des dicotylédones que par les graminées. On les rencontre, pour l'essentiel à partir du Bec de Vienne. Ils comportent des espèces caractéristiques comme *Gratiola officinalis* L., *Inula britannica* L., *Cardamine parviflora* L., *Eleocharis palustris* (L.) Roemer & Schultes, *Oenanthe fistulosa* L.

Appartenance phytosociologique

Oenanthion fistulosae de Foucault 1984 (***Gratiolo officinalis-Oenanthetum fistulosae*** de Foucault 1984)

6.1.4.2.2 Prairies mésohygrophiles de fauche

Ces prairies sont inondées moins fréquemment (environ un mois en moyenne) que les précédentes. Ce sont elles qui occupent les plus vastes superficies sur un substrat limono-argileux, au moins en profondeur. Elles possèdent un intérêt patrimonial accentué lorsqu'elles bénéficient d'une fauche régulière. L'association la plus représentative est le ***Senecioni-Oenanthetum silaifoliae* (= *mediae*) (SOM)** avec les espèces suivantes : *Senecio aquaticus* Hill, *Oenanthe silaifolia* M. Bieb., *Achillea ptarmica* L., *Fritillaria meleagris* L., *Cerastium dubium* (Bast.) Guépin, *Silene flos-cuculi* (L.) Greuter & Burdet, *Bromus racemosus* L., etc. De telles prairies ne sont représentées qu'en aval de la confluence du Cher (il existe cependant une localité plus en amont dans le Loir-et-Cher).

Appartenance phytosociologique

***Senecio aquatici-Oenanthetum silaifoliae* Bournérias et al. 1978 (= *Senecio aquatici-Oenanthetum mediae* Bournérias et al. 1978 (SOM))**

6.1.4.3 Prairies mésophiles et mésoxérophiles

6.1.4.3.1 Prairies mésophiles à *Arrhenatherum elatius* dominant

Ces prairies mésophiles (souvent de fauche) sont très bien représentées sur les francs-bords et les vals de la Loire moyenne et en amont. De nombreux groupements ont été identifiés. Outre *Arrhenatherum elatius* (L.) P. Beauv. ex J. & C. Presl, les espèces les plus caractéristiques sont *Dactylis glomerata* L., *Poa trivialis* L., *Poa pratensis* L., *Galium verum* L., *Geranium columbinum* L., *Geranium dissectum* L., *Tragopogon pratensis* L., *Daucus carota* L., *Bromus hordeaceus* L., *Tanacetum vulgare* L., etc. Cependant, il existe des groupements davantage mésohygrophiles marqués par *Hordeum secalinum* Schreber, *Alopecurus pratensis* L.

Appartenance phytosociologique

***Arrhenatherion elatioris* W.Koch 1926**

Codes Natura 2000

6510 Prairies maigres de fauche de basse altitude

6.1.4.3.2 Prairies mésophiles à *Elytrigia campestris* x *repens* dominant

Ces prairies accompagnent les précédentes avec lesquelles elles entrent en mosaïque. Elles possèdent une composition floristique similaire, mais sont caractérisées par de forts recouvrements d'*Elytrigia campestris* x *repens*, plus rarement par les parents *Elytrigia campestris* (Godron & Gren.) Kerguelen (un peu plus xérophile et rare) et *Elytrigia repens* (L.) Desv. ex Nevski (davantage hygrophile). Il s'agit probablement des prairies les plus répandues sur la Loire et participent pour une large part aux paysages ligériens ouverts, notamment par la couleur vert-glauque des chiendents hybrides. Ces prairies, très abondantes dans le lit endigué font de moins en moins l'objet de fauche et de pâturage et évoluent (en l'absence du « rajeunissement » engendré par la dynamique fluviale) vers des fruticées et autres fourrés préliminaires à l'installation des communautés forestières de bois durs.

Appartenance phytosociologique

***Arrhenatherion elatioris* W.Koch 1926**

6.1.4.3.3 Prairies mésoxérophiles à xérophiles à *Elytrigia campestris* et/ou *Elytrigia campestris* x *intermedia*

Elles sont situées à des niveaux topographiques supérieurs aux précédentes et/ou sur un substrat davantage enrichi en sables. La physionomie est davantage clairsemée. Ces prairies

marquent en fait une sorte de transition entre les prairies mésophiles précédemment évoquées et les diverses pelouses ou friches xérophiles. Outre *Elytrigia campestris* (Godron & Gren.) Kerguélen et/ou *Elytrigia campestris* x *intermedia*, on rencontre les espèces de ces communautés végétales voisines. Toutefois, on remarque la présence d'un taxon caractéristique : *Equisetum x-moorei* Newman, hybride d'*Equisetum ramosissimum* Desf., (également présent sur la Loire) et d'*Equisetum hyemale* L., absente et d'écologie très différente (Loiseau & Felzines, 1991). Notons par ailleurs que *Elytrigia campestris* (Godron & Gren.) Kerguélen est plutôt mésophile en Bourgogne (Loiseau, com. pers.), alors qu'il est nettement mésoxérophile aux environs du Bec de Vienne.

Il conviendra d'ailleurs de mieux caractériser ces prairies, de préciser leur position syntaxonomique, mais la chose n'est pas toujours aisée, notamment compte tenu des difficultés de détermination des espèces de chiendents et de leurs hybrides.

Appartenance phytosociologique
Arrhenatherion elatioris W.Koch 1926

6.1.4.4 Prairies pâturées mésophiles

Ces prairies sont en général mésophiles et appartiennent essentiellement au *Cynosurion cristati*, mais la présence de substrats davantage sableux permet le développement d'espèces mésoxérophiles, notamment des rudérales soit dans les zones décapées, soit par le passage des animaux, soit encore sur des sédiments rapportés ou érodés à l'occasion d'une crue. Ces phénomènes sont particulièrement visibles en Loire charolaise et bourbonnaise (plus précisément entre le sud de la Saône-et-Loire et le Nivernais). En Loire moyenne, l'abandon presque total du pastoralisme dans le lit endigué ne permet guère la présence de telles pâtures : leur présence est très localisée et limitée à certains vals. Elles se caractérisent notamment par la présence de *Cynosurus cristatus* L., *Anthoxanthum odoratum* L., *Lolium perenne* L., *Eryngium campestre* L., *Achillea millefolium* L., *Plantago lanceolata* L., *Trisetum flavescens* (L.) P. Beauv., etc.

Appartenance phytosociologique
Cynosurion cristati Tüxen 1947

6.1.4.5 Pelouses et autres communautés xérophiles à mésophiles du lit majeur

Les pelouses xérophiles de la Loire et de l'Allier, extrêmement riches en espèces sont de structure complexe et diversifiée. Ces communautés se rencontrent souvent en mosaïque, combinant des pelouses relativement fermées à *Festuca longifolia* Thuill., *Corynephorus canescens* (L.) P. Beauv., des pelouses moins stabilisées du *Thero-Airion*, des pelouses ouvertes sur substrat grossier hétérogène à *Sedum*, à *Vulpia*, à *Apera interrupta* (L.) P. Beauv., à *Lupinus angustifolius* L. ou encore des landines⁵⁵ relativement stabilisées à *Artemisia campestris* L.. Certaines de ces pelouses sont caractérisées par une strate cryptogamique (mousses, lichens notamment) diversifiée et présentant parfois de forts recouvrements, en particulier sur les substrats les plus xériques et oligotrophes. Leur connaissance écologique et syntaxonomique reste encore très lacunaire. Un travail en cours (J.-E. Loiseau et J.-C. Felzines) apportera des éléments pour mieux discriminer l'ensemble de ces groupements.

⁵⁵ le terme de landine est emprunté à J.-E. Loiseau, pour désigner les pelouses dominées par le chaméphyte qu'est *Artemisia campestris* L.

6.1.4.5.1 Pelouses à *Sedum* sp. plur. dominants

Ces pelouses se développent en conditions thermophiles, héliophiles et xérophiles (pendant la période estivale) soit dans les zones partiellement abritées sur des grèves hautes sur des sables grossiers et des graviers, soit on les rencontre en mosaïque avec les communautés des friches herbacées héliophiles ou avec les groupements de pelouses ci-après. Ces pelouses, au statut syntaxonomique encore mal défini, se développent sur un substrat acidocline à neutrophile et sont dominées par *Sedum album* L., *Sedum rupestre* L., *Sedum acre* L., *Sedum rubens* L., *Saxifraga granulata* L., *Saxifraga tridactylites* L., *Chondrilla juncea* L., *Erigeron annuus* (L.) Pers., ainsi que les espèces rudérales des friches héliophiles.

Appartenance phytosociologique

Sedo albi-Scleranthetea biennis Braun-Blanq. 1955

6.1.4.5.2 Pelouses à *Corynephorus canescens*

Les pelouses à *Corynephorus canescens* (L.) P. Beauv. appartiennent à des groupements différents (cf. ci-dessous) en fonction des régimes de perturbation et de stress et de la capacité au maintien de milieux pionniers (stabilité du substrat, inondabilité, caractère xérique, activité plus ou moins importante de la faune fouisseuse, en particulier les lapins de garenne), de la nature de la roche mère, d'éventuelles remontées d'éléments carbonatés, etc. à l'exception du groupement très particulier à *Hieracium peleterianum* subsp. *ligericum* Zahn et *Corynephorus canescens* (L.) P. Beauv. traité auparavant, ces pelouses sont beaucoup moins inondables, au plus quelques jours par an. Elles sont globalement oligotrophes et acidiphiles en amont du Bec d'Allier, mais deviennent davantage eutrophes et neutrophiles en aval ; elles perdent alors les espèces les plus acidiphiles et s'enrichissent en rudérales (Loiseau, 2001). Elles sont caractérisées par la présence de nombreux thérophytes comme *Teesdalia nudicaulis* (L.) R. Br., *Logfia minima* (Sm.) Dumort., *Cerastium pumilum* Curtis, *Cerastium semidecandrum* L., *Myosotis stricta* Link ex Roemer & Schultes, *Myosotis discolor* Pers., *Vulpia* sp. plur., *Xolantha guttata* (L.) Rafin., *Nardus stricta* L., ainsi que de nombreuses mousses (*Racomitrium elongatum*, *Polytrichum piliferum*) et lichens (*Cladonia furcata*). On rencontre dans ces pelouses d'autres espèces pérennes comme *Helianthemum nummularium* (L.) Miller et, en Loire méridienne, des orophytes venues de l'amont comme *Anthemis saxatilis* DC. ex Willd.

Dans leur stade ultime de fermeture, ces pelouses évoluent fort peu dans le temps et le développement des ligneux y est très ralenti.

Appartenance phytosociologique

Corynephorion canescentis Klika 1931

Thero-Airion Tüxen ex Oberd. 1957

Codes Natura 2000

6120 Pelouses pionnières à post-pionnières sur sables silico-calcaires à calcaires, plus ou moins fixés

6.1.4.5.3 Pelouses à *Festuca longifolia*

Les pelouses ligériennes à *Festuca longifolia* Thuill. sont pour la plupart, à intégrer dans le ***Koelerio macranthae-Phleion phleoidis***, même s'il en existe d'autres dont la description n'est pas achevée (nous indiquons ci-dessous la position syntaxonomique reconnue jusqu'à présent). Ces pelouses hautes représentent un stade de développement ultérieur par rapport aux précédentes, mais elles sont absentes de la Loire occidentale. La strate cryptogamique disparaît au profit des phanérogames (Loiseau, 2001), avec *Ranunculus paludosus* Poiret, *Saxifraga granulata* L., *Carex*

ligerica Gay⁵⁶. Le cortège d'annuelles du **Thero-Airion** est bien représenté : sur l'ensemble du cours de la Loire (*Ornithopus perpusillus* L.), sur le cours méridien (*Ranunculus monspeliacus* L.), sur le cours occidental (*Ornithopus compressus* L., *Milium vernale* subsp. *scabrum* (L.C.M. Richard) K. Richter). En aval du Bec d'Allier, l'enrichissement des substrats en nutriments (apportés par les eaux de crue) favorise le développement d'espèces vivaces à fort pouvoir colonisateur comme *Elytrigia campestris* x *repens*. Ce processus d'eutrophisation participe à la réduction du caractère xérique du substrat (Loiseau, 2001) et favorise les espèces rudérales ou à large amplitude écologique. On note encore la présence d'espèces moins xérophiles, dont certaines originaires des montagnes et collines du Massif Central : *Artemisia campestris* L., *Medicago minima* (L.) L., *Centaurea maculosa* Lam., *Peucedanum oreoselinum* (L.) Moench, *Silene otites* (L.) Wibel, *Corynephorus canescens* (L.) P. Beauv., *Sedum rupestre* L., *Alyssum alyssoides* (L.) L., *Armeria arenaria* (Pers.) Schultes, etc.

Appartenance phytosociologique

Koelerio macranthae-Phleion phleoidis Korneck 1974 : Groupement à *Festuca longifolia* (J.-E. Loiseau et J.-C. Felzines, com. pers.)

Alyssu alyssoidis-Sedion albi Oberd. & Th. Müll. in Th. Müll. 1961 : **Festuco longifoliae-Sedetum albi** de Foucault (1979) 1989

Corynephorion canescentis Klika 1931

Thero-Airion Tüxen ex Oberd. 1957

Codes Natura 2000

6120 Pelouses pionnières à post-pionnières sur sables silico-calcaires à calcaires, plus ou moins fixés

6.1.4.5.4 Pelouses, landines à *Artemisia campestris*

Ces pelouses et landines à *Artemisia campestris* L. représentent un stade d'évolution supplémentaire des pelouses à *Corynephorus canescens* (L.) P. Beauv. et/ou, lorsqu'elles sont présentes, des pelouses à *Festuca longifolia* Thuill. avec lesquelles elles forment d'ailleurs une mosaïque. Ces communautés sont floristiquement très proches des pelouses décrites précédemment.

Appartenance phytosociologique

Koelerio macranthae-Phleion phleoidis Korneck 1974 : **Artemisietum campestris** Lemée 1937 (= *Artemisietum campestris* Braque, Deschatres & Loiseau 1971)

Codes Natura 2000

6120 Pelouses pionnières à post-pionnières sur sables silico-calcaires à calcaires, plus ou moins fixés

6.1.4.6 Landes à genêts

Ces landes résultent d'un processus de colonisation progressive de diverses communautés herbacées peu ou non inondables (prairies, pelouses, friches).

6.1.4.6.1 Landes à *Cytisus scoparius*

Ces landes dominées par *Cytisus scoparius* (L.) Link se propagent sur des friches herbacées et forment des genêtières hautes. Leur évolution permet l'installation d'autres ligneux, relais vers des communautés de bois durs (chênaie sèche).

Appartenance phytosociologique

Sarothamnion scoparii Tüxen ex Oberd. 1957

⁵⁶ ces espèces se rencontrent également au sein d'autres communautés de pelouses xérophiles

6.1.4.6.2 Landes à *Cytisus oromediterraneus*

A l'instar de sa répartition originelle (montagnes, collines rocailleuses du Massif Central), *Cytisus oromediterraneus* Rivas-martinez, Diaz, Fernand se développe en conditions xérophiles, au niveau de pelouses non stabilisées. Il forme des genêtiers basses (une cinquantaine de centimètres au plus) et denses qui bloque toute évolution de la végétation et inhibe le développement des ligneux.

Appartenance phytosociologique

Sarothamnion scoparii Tüxen ex Oberd. 1957 (Groupement à *Cytisus oromediterraneus* grpt. prov.)

6.1.4.7 Fruticées

Elles sont d'origines diverses : abandon du pastoralisme dans les prairies, évolution de landes, dégradations anthropiques de pelouses, etc. Elles sont à rattacher à l'ordre des ***Prunetalia spinosae***. Elles appartiennent au lit majeur et sont des précurseurs de la colonisation par les éléments de la forêt de bois durs. Les espèces représentées sont *Prunus spinosa* L., *Prunus* × *fruticans* Weihe, *Malus* sp., *Rubus* sp. plur., *Crataegus monogyna* Jacq., *Rosa canina* L. et autres *Rosa*, *Rhamnus cathartica* L., *Cornus sanguinea* L., *Ligustrum vulgare* L., etc.

Appartenance phytosociologique

Prunetalia spinosae Tüxen 1952 (en particulier, le ***Pruno spinosae-Rubion ulmifolii*** O.Bolòs 1954)

6.1.4.8 Fourrés précurseurs de la forêt de bois durs

Occupant également le lit majeur, ces fourrés, voisins des fruticées précédentes, sont néanmoins floristiquement beaucoup plus proches des forêts de bois durs. Dans les successions, ils peuvent être l'intermédiaire entre ces deux types de communautés ou bien ils peuvent succéder directement aux formations prairiales (cas fréquemment observé en Loire moyenne occidentale). Ils se rencontrent sur des substrats suffisamment pourvus en nutriments, enrichis en limons et qui conservent une certaine humidité. La flore arbustive est constituée de *Cornus sanguinea* L., *Corylus avellana* L., *Sambucus nigra* L., *Evonymus europaeus* L., des espèces des fruticées, mais aussi et surtout, de certains ormes⁵⁷ (*Ulmus minor* Miller, *Ulmus nitens* Moench., *Ulmus procera* Salisb.) qui constituent la majeure partie de ces fourrés. Ces derniers, depuis l'émergence de la seconde épidémie de graphiose du XX^e siècle, meurent presque systématiquement avant d'avoir atteint une dizaine de mètres de haut ; mais ils repartent souvent du pied par des drageons et ils ont généralement le temps de produire des graines. En l'état actuel des choses, ces taxons ne sont pas menacés. La graphiose impose une forme biologique aux ormes et rend ces fourrés particulièrement denses et impénétrables.

Appartenance phytosociologique

Prunetalia spinosae Tüxen 1952 *pro parte*
Ulmenion minoris Oberd. 1953 *pro parte*

6.1.5 COMMUNAUTÉS FORESTIÈRES

Dans l'ensemble, on identifie deux grands types de communautés forestières dans la plaine alluviale de la Loire : les formations à bois tendres dans le lit mineur et à bois durs dans le lit

⁵⁷ *Ulmus laevis* Pallas est une espèce un peu plus hygrophile que l'on rencontre surtout dans les ripisylves de bois durs bordant directement le fleuve ; moins répandu qu'*Ulmus minor* Miller, il est moins sensible à la graphiose.

majeur (cf. § 2.2.2). En dehors des communautés strictement alluviales, les actions anthropiques ont généré de nouveaux types forestiers caractérisés par des espèces collinéennes ou allochtones. Toutefois, l'abandon progressif d'un grand nombre d'activités et d'usages sur le fleuve depuis la seconde moitié du XIX^e siècle (cf. § 2.3) est à l'origine d'une croissance généralisée des surfaces occupées par les communautés forestières en Loire moyenne.

Les forêts ligériennes ne sont pas homogènes de l'amont vers l'aval : elles reflètent la variabilité phytogéographique et sont le fruit de l'évolution historique des usages anthropiques. Ainsi, dans le val libre en amont du Bec d'Allier, en particulier dans le charolais et le bourbonnais, les forêts sont peu nombreuses et de surfaces très réduites, voire inexistantes, compte tenu notamment de la pression encore forte de l'élevage bovin (Bugnon *et al.*, 1981, 1983 ; Armand & Ducerf, 1993 ; Cornier, 1996). A l'aval du Bec d'Allier, les forêts sont plus diversifiées et occupent des surfaces de plus grande ampleur.

Sur l'ensemble du cours de la Loire moyenne, les formations à bois tendres (saulaies-peupleraies) sont omniprésentes et participent pour une large part aux paysages ligériens. Les forêts de bois durs sont quant à elles beaucoup moins bien représentées. Qui plus est, elles présentent souvent de faibles surfaces, une structure très simple et sont l'objet de nombreuses dégradations (Schnitzler, 1995, 1996 et com. pers.). Leur âge limité (les arbres les plus vieux ne dépassent guère un siècle) et la gestion dont elles ont été l'objet au cours des décennies précédentes ne leur permet pas d'atteindre des stades d'équilibre ou de biostasie. Néanmoins, nous pouvons situer les principales forêts de bois durs dans les localités suivantes (cf. fig. 2) :

- à l'aval du Bec d'Allier,
- à proximité de la réserve naturelle du Val de Loire à l'aval de La Charité/Loire,
- au niveau de l'Ile de Cosne/Loire,
- à l'amont du département du Loiret (Ousson/Loire, Briare, Gien),
- aux abords des méandres de Guilly (à l'aval de Sully/Loire, près de Saint Benoît/Loire),
- à l'aval du Loir-et-Cher (Ile de la Folie près de Chaumont/Loire),
- le Bois Chétif entre Rigny-Ussé et Avoine : étroit franc-bord de presque une dizaine de kilomètres de longueur qui représente la plus vaste forêt de bois durs de la Loire occidentale.

Cette liste, n'est bien entendu pas exhaustive ; il existe d'autres forêts d'importance plus limitée, comme c'est le cas à Bréhémont.

En aval du Bec de Vienne, les forêts de bois tendres sont extrêmement réduites. On peut y voir une explication majeure. Ce tronçon de Loire aval a continué à être navigué, balisé et entretenu par les services de l'Etat et l'élimination de la végétation ligneuse des bras secondaires s'est poursuivie⁵⁸ dans le cadre du programme de restauration et d'entretien du lit du plan Loire grandeur nature. Par ailleurs, la faible représentation des formations à bois durs en Loire aval s'explique par des raisons analogues à la Loire amont (élevage, cultures) ; en revanche, le lit endigué du fleuve (nettement plus large qu'en Loire moyenne : parfois plusieurs kilomètres) est caractérisé par l'omniprésence des bocages de frênes têtards (*Fraxinus angustifolia* Vahl.), qui marquent incontestablement les paysages de la Loire angevine. Ces paysages sont néanmoins fortement transformés par le développement de la populiculture depuis plusieurs décennies.

⁵⁸ Ces opérations sont menées pour améliorer les conditions d'écoulement en période de crue, mais également pour permettre une meilleure répartition des veines d'eau et favoriser l'érosion latérale afin de lutter contre l'incision du chenal principal.

6.1.5.1 Forêts de bois tendres

Ces forêts sont situées en général dans le lit mineur de la Loire. Elles sont dominées par les saules et *Populus nigra* L. On adjoint à ces formations arborescentes, les saulaies buissonnantes qui en sont les principaux précurseurs.

6.1.5.1.1 Les saulaies buissonnantes

Les saulaies buissonnantes sont au nombre de quatre dont une liée au val ou à l'écart du lit vif dans les secteurs non endigués.

Avant de donner les caractéristiques de ces formations, il convient de clarifier un point qui fait l'objet d'interprétations trompeuses : il s'agit des « oseraies » mentionnées sur les cartes de la Loire de 1850. Il est établi que le lit de la Loire faisait l'objet à l'époque, de plantations d'osiers pour la vannerie ou la confection de fascines pour divers ouvrages (de navigation notamment) dans le lit mineur de la Loire (Dion, 1934, 1961 ; de Frobertville & Bacchi, 1995 ; F. de Izarra, com. pers.). Or l'observation des cartes montre une très forte extension et une constance des ces « oseraies » qui se localisent pour une part importante dans des zones à forte dynamique fluviale. Il ne semble pas concevable que l'on ait pu à l'époque planter aussi abondamment des osiers (dans une optique de production) dans le lit mineur de la Loire dans la mesure où ceux-ci avaient de fortes chances d'être arrachés ou d'être recouverts de sable à la première crue. Il semble donc que le terme « oseraies » soit à interpréter triplement : en tant que plantations d'osiers (saules indigènes) pour la stabilisation de berges ou d'ouvrages ; en tant que plantations à l'abri des courants les plus forts, pour la vannerie ou d'autres utilisations ; et en tant que saulaies buissonnantes spontanées.

Saulaie buissonnante à *Salix triandra* et à *Salix viminalis*

Cette petite saulaie constitue avec la suivante, la formation végétale pionnière ligneuse par excellence. On la rencontre aux niveaux topographiques les plus bas, près des grèves, des berges, des chenaux secondaires ou des boires, au même niveau que les communautés herbacées dominées par les grands *Carex* ou la baldingère (magnocariçaie et phalaridaies). Elles sont dominées par *Salix triandra* L. emend. Ser. et *Salix viminalis* L., mais *Salix purpurea* L. est souvent présent, ainsi que *Salix alba* L. et *Populus nigra* L. à l'état arbustif et qui annoncent le stade ultérieur de la saulaie-peupleraie. La composition floristique de la strate herbacée est variable : elle dépend beaucoup de la localisation, des conditions stationnelles qui règnent sur les espaces concernés (dynamique fluviale), mais également de la nature des communautés végétales qui entrent en contact. D'une manière générale, les espèces dominantes sont des rudérales (au sens de Grime, 1979) des grèves sableuses, ou bien des espèces participant à des formations vivaces des berges (*Magnocaricion elatae*, *Phalaridion arundinaceae*, *Convolvulion sepium*, etc.).

Appartenance phytosociologique

***Salicion triandrae* Th. Müll. & Görs 1958 : *Salicetum triandro-viminalis* (Libbert 31) Tüxen 1951**

Saulaie buissonnante à *Salix purpurea* de bas niveau

Cette deuxième petite saulaie de bas niveau se rencontre sur des stations analogues à la précédente, mais de préférence sur des substrats plus grossiers (davantage enrichis en graviers) et donc encore plus soumise à la dynamique fluviale. Considérée parfois comme un faciès de la précédente (Géhu & Franck, 1984), elle s'en distingue néanmoins par une forte dominance de *Salix purpurea* L. (peuplements purs dans la strate) et par une plus large amplitude écologique vis-à-vis du substrat ou des conditions hydriques.

Appartenance phytosociologique

***Salicion triandrae* Th. Müll. & Görs 1958 : *Salicetum purpureae* Wendelberger-Zelinka 1952**

Saulaie buissonnante à *Salix purpurea* de haut niveau

L'autre petite saulaie à *Salix purpurea* L. se localise à des niveaux topographiques beaucoup plus importants grâce à la plasticité écologique de l'espèce dominante. On la rencontre en haut des berges ou même à quelques dizaines de mètres à l'écart du chenal principal, sur un substrat d'apparence très grossière (très riche en graviers et même en galets), mais des sondages profonds réalisés à la tarière nous ont révélé la présence régulière de petits « horizons » enrichis en limons qui doivent suffire à maintenir une humidité pour la subsistance de l'espèce. Les espèces herbacées qui l'accompagnent sont celles des friches ou des pelouses mésoxérophiles à xérophiles. Cette communauté constitue un élément précurseur à la peupleraie sèche à *Populus nigra* L.

Appartenance phytosociologique

intermédiaire entre :

Salicion triandrae Th. Müll. & Görs 1958 : ***Salicetum purpureae*** Wendelberger-Zelinka 1952

Rubio caesii-Populion nigrae Passarge 1985 : ***Ligustro vulgaris-Populetum nigrae*** Schnitzler 1988

Saulaies buissonnante à *Salix acuminata*

Ces saulaies buissonnantes, dominées par *Salix acuminata* Miller (ou exceptionnellement son vicariant plus continental, *Salix cinerea* L.) se développent quasi exclusivement dans les vals très humides en succédant aux phragmitaies ou à certaines mégaphorbaies hygrophiles. Elles précèdent ainsi les aulnaies-frênaies du val.

Appartenance phytosociologique

Salicion cinereae Th. Müll. et Görs 1958 : ***Salicetum cinereae*** Zolymi 1931 ; Association à *Salix acuminata* ass. prov.

6.1.5.1.2 *Saulaies-peupleraies*

Les saulaies-peupleraies représentent l'essentiel des forêts alluviales ligériennes et avec les larges bancs de sables, forgent en grande partie l'identité des paysages depuis plusieurs siècles. Elles se caractérisent par la présence de deux espèces phares.

En premier lieu, *Salix alba* L., arbre omniprésent en Loire moyenne, mais souvent accompagné par *Salix x-rubens* Schrank⁵⁹, l'hybride avec *Salix fragilis* L. Ce dernier est rare et est plutôt localisé dans certains vals ; il est nettement acidophile à acidiphile au contraire de *Salix alba* L. plus nettement neutrophile à calcicole (Carbiener, 1983 ; Schnitzler, 1988). Outre sa présence dans la saulaie-peupleraie, il participe très souvent aux saulaies buissonnantes et forme de jeunes semis très abondants en été qui seront presque⁶⁰ tous détruits à l'occasion des hautes eaux de la période hivernale, d'où la l'appellation de « saulaies herbacées temporaires » que nous retenons.

Populus nigra L. est particulièrement abondant sur la Loire. C'est probablement l'arbre le plus fréquent. On a évoqué les possibilités d'introggression génétique du taxon indigène avec les cultivars utilisés en populiculture. Des investigations menées sur la Loire moyenne⁶¹ ont toutefois montré que cette pollution génétique était difficile à mettre en évidence (Légionnet, 1996 ; Légionnet & Lefèvre, 1996 ; Descloux, 1999). Dans le contexte ligérien, il apparaîtrait même que les gènes introgressés issus des hybrides de populiculture seraient contre-sélectionnés aux jeunes stades de développement et de croissance de l'espèce (Légionnet, 1996). On peut émettre l'hypothèse que le

⁵⁹ Ce taxon est souvent méconnu des botanistes et passe inaperçu ; il possède pourtant des caractères diagnostiques intermédiaires entre les deux « parents ».

⁶⁰ A l'exception des rares individus qui se trouvent à des cotes suffisantes et en dehors de l'action érosive des courants et qui pourront former un noyau d'extension d'une future saulaie, à l'abri, par exemple d'embâcles de bois stabilisés (Grelon, 1976).

⁶¹ Toutefois, nous n'avons pas connaissance de recherches qui auraient été menées en basse Loire et qui pourraient aboutir à des conclusions différentes compte tenu, des grandes superficies allouées à la populiculture dans cette région.

régime de perturbations (et/ou de stress) du lit endigué de la Loire est trop pénalisant vis-à-vis de l'expression des gènes issus des cultivars. Alors que l'intégrité de *Populus nigra* L. semble menacée en Europe par la destruction de ses habitats et par les introgressions génétiques (Cagelli & Lefèvre, 1994), la Loire semble encore constituer un large conservatoire qu'il convient d'étudier et de respecter. A l'instar du saule blanc, le peuplier noir forme également des « peupleraies herbacées temporaires » qui disparaissent avec la première crue.

La confrontation des cartes de la Loire de 1850, des flores anciennes (Boreau, 1857, Tourlet, 1908, etc.) avec l'état actuel, semble indiquer que *Populus nigra* L. soit nettement plus abondant aujourd'hui qu'au XIX^e siècle. On peut l'expliquer par l'abandon de l'entretien de la végétation ligneuse des chenaux qui aurait visé préférentiellement cette espèce. Mais on peut admettre que les conséquences de l'incision du lit ont eu des répercussions beaucoup plus lourdes. En effet, *Populus nigra* L. est une espèce davantage plastique sur le plan écologique, supporte des périodes de sécheresse plus fortes et est apte à se développer sur des substrats extrêmement filtrants. Il aurait donc trouvé des milieux nouveaux (bras secondaires qui se comblent où les processus érosifs sont de moins en moins actifs) sur lesquels les saules ne pouvaient guère se développer.

Enfin, il convient de citer un troisième arbre allochtone d'origine américaine : *Acer negundo* L. Celui-ci est effet presque constant dans les formations à bois tendres. Il se place à des niveaux topographiques un peu plus élevés que les deux espèces précédentes dans la mesure où il semble plus sensible à l'ennoiement prolongé de son appareil racinaire. Parfois, il forme des peuplements presque purs, mais il ne s'agit pas d'une règle et il semble assez bien s'intégrer dans les ripisylves ligériennes. Il fait partie des espèces qui ménagent une transition avec les formations de bois durs.

Saulaie-peupleraie à *Salix alba*

La saulaie-peupleraie à *Salix alba* L.⁶² constitue la formation arborescente la plus pionnière du lit mineur du fleuve. Elle se développe sur des sables plus ou moins grossiers. Elle est inondée jusqu'à plusieurs mois par an. Dans un tel cas, le stress engendré limite l'installation de *Populus nigra* L. C'est ce qui se passe également dans les ripisylves des affluents moyens de la plaine alluviale (cas de l'Indre près de Bréhémont). Cette forêt comporte une flore assez voisine de celle évoquée pour les saulaies buissonnantes de bas niveau, mais elle peut s'enrichir en lianes : *Humulus lupulus* L., *Solanum dulcamara* L., *Calystegia sepium* (L.) R. Br., *Parthenocissus inserta* (A. Kerner) Fritsch, *Fallopia dumetorum* (L.) Holub. La strate arbustive est composée de *Sambucus nigra* L., *Cornus sanguinea* L., *Evonymus europaeus* L., etc., mais ces espèces se cantonnent dans les espaces les plus à l'abri de la dynamique fluviale. Les jeunes saules ou peupliers sont quasiment absents à cause de leur impossibilité à se régénérer à couvert (Schnitzler, 1995), les saules arbustifs demeurant stériles. La strate herbacée est souvent dominée par *Phalaris arundinacea* L., *Urtica dioica* L., *Galium aparine* L., *Rubus caesius* L. et de jeunes semis d'arbres de bois durs font leur apparition. Ces derniers s'observent également dans la strate arbustive. Si leur développement se poursuit et si leur recouvrement est significatif, la saulaie-peupleraie devra être considérée comme une forêt intermédiaire.

Appartenance phytosociologique

Salicion albae Soó 1930 :

Salicetum albae Issler 1926 (= ***Salici albae-Populetum nigrae*** (Meyer Drees 1936) Tüxen 1937) :

Salici albae-Populetum salicetosum Schnitzler 1995

(***Salicetum fragilis*** Passarge 1957)

Codes Natura 2000

91E0-1 Saulaies arborescentes à Saule blanc

(91E0-2 Saulaies arborescentes à Saule cassant)

⁶² ou *Salix x-rubens* Schrank ou plus rarement *Salix fragilis* L. dans les vals (cf. *supra*)

Saulaie-peupleraie à *Populus nigra* dominant

Cette saulaie-peupleraie est dominée par *Populus nigra* L. et se situe dans des stations relativement plus sèches et dans des zones de dissipations énergétiques plus faibles. Comme évoqué plus haut, sa grande fréquence observée à l'époque actuelle semble conjoncturelle. La composition floristique est assez voisine de la saulaie-peupleraie précédente, mais les plus hygrophiles régressent (*Stachys palustris* L., *Lysimachia nummularia* L. par exemple). Son évolution est analogue à la précédente.

Appartenance phytosociologique

Salicion albae Soó 1930 : ***Salicetum albae*** Issler 1926 (= ***Salici albae-Populetum nigrae*** (Meyer Drees 1936) Tüxen 1937) : ***Salici albae-Populetum populetosum*** Schnitzler 1995

Codes Natura 2000

91E0-1 Saulaies arborescentes à Saule blanc

6.1.5.1.3 *Peupleraie sèche à *Populus nigra**

Cette peupleraie sèche se situe à des niveaux topographiques la rapprochant du lit majeur sur des substrats grossiers de graviers et de galets, avec alternance de petits horizons limoneux. Elle accompagne et succède parfois à la saulaie buissonnante à *Salix purpurea* L. de haut niveau et possède une flore herbacée comparable. A ce niveau, malgré sa plasticité écologique, *Populus nigra* L. a une croissance et une longévité faible compte tenu de la sécheresse estivale. Au contraire de la situation rhénane (Schnitzler, 1988), cette peupleraie n'est pas liée à l'isolement après endiguement puisqu'elle se situe exclusivement dans le lit endigué. Mais l'incision du lit et la réduction de l'inondabilité qui en résulte peut expliquer la présence de cette communauté, par limitation de l'installation des taxons ligneux mésophiles (bois durs). L'association citée est celle décrite sur le Rhin (Schnitzler, 1988) ; toutefois, nos observations n'ont que très rarement mis en évidence la présence de *Ligustrum vulgare* L.

Appartenance phytosociologique

Rubio caesii-Populion nigrae Passarge 1985 : ***Ligustro vulgaris-Populetum nigrae*** Schnitzler 1988

Codes Natura 2000

91E0-3 Peupleraies sèches à Peuplier noir

6.1.5.2 Forêts intermédiaires

Les forêts intermédiaires (Schnitzler, 1995) constituent des boisements alluviaux de transition entre les formations de bois tendres et celles de bois durs. On les identifie par la présence encore forte des espèces de bois tendres et par l'arrivée des bois durs à la taille d'arbres dans la matrice forestière. La simple présence (significative) de ces arbres suffit à indiquer un changement écologique important dans la mesure où ces espèces ne possèdent pas le même *preferendum* vis-à-vis des régimes de stress et de perturbations. En effet, avec l'exhaussement topographique dans le temps, lié aux dépôts de sédiments sur les îles et les francs-bords, les fréquences d'inondation diminuent, ce qui permet, entre autres, aux ormes et aux frênes de s'installer. Ces formations sont très répandues en Loire moyenne.

Appartenance phytosociologique

intermédiaire entre les bois tendres et les bois durs

Quercu-Ulmetum populetosum Schnitzler 1995 (≈ ***Populo nigrae-Fraxinetum angustifoliae*** ssp. ***angustifoliae*** (Tchou 1946) de Foucault & Julve 1991)

Codes Natura 2000

cf. saulaies-peupleraies et frênaies-ormaies

6.1.5.3 Forêts de bois durs

Les forêts de bois durs ligériennes appartiennent au lit majeur endigué (îles et francs-bords) mais aussi parfois dans les points les plus hauts (naturels⁶³ ou artificiels) des vals. Ces formations relayent topographiquement et temporellement les communautés de bois tendres et intermédiaires.

6.1.5.3.1 Frênaies-ormaies

Elles sont caractérisées par la présence d'ormes (Corillion, 1991) : *Ulmus minor* Miller, *Ulmus procera* Salisb., *Ulmus nitens* Moench. et *Ulmus laevis* Pallas et très rarement, *Ulmus glabra* Hudson et par les frênes : *Fraxinus excelsior* L. et surtout *Fraxinus angustifolia* Vahl.⁶⁴ Ces deux frênes sont pratiquement vicariants. Le premier possède une distribution ouest et méditerranéenne alors que le second est subatlantique et subméditerranéen (Corillion, 1982, 1992-A). Sur le cours occidental, c'est *Fraxinus angustifolia* Vahl. qui domine dans les boisements du lit endigué, alors que *Fraxinus excelsior* L. se cantonne ordinairement dans les vals dans des forêts fraîches (aulnaies-frênaies, des chênaies-charmaies, chênaies-frênaies) sur des substrats plus engorgés enrichis en argile et limons. Sur le cours méridien de la Loire, notamment aux abords du Bec d'Allier, *Fraxinus excelsior* L. est en revanche mieux représenté sur les îles et les francs-bords. Des formes intermédiaires entre les deux taxons ne sont pas rares sur l'ensemble de la Loire moyenne : des hybrides sont suspectés (Grelon, 1980 ; Loiseau, 2001).

Un troisième genre, avec *Quercus robur* L., participe de façon active à cette frênaie-ormaie : en général, dans les milieux les moins accessibles aux crues, il devient l'arbre dominant dans la strate arborescente. Il contribue ainsi aux communautés les plus évoluées, bien que l'absence de forêts suffisamment âgées nous empêche de le confirmer avec certitude.

Dans la strate arborescente, on rencontre également d'autres essences indigènes telles que : *Populus canescens* (Aiton) Sm, hybride fixé entre *Populus alba* L. (absent des bords de la Loire moyenne) et *Populus tremula* L. ; *Acer campestre* L. ; *Acer platanoides* L. ; *Acer pseudoplatanus* L. ou des essences introduites comme *Robinia pseudoacacia* L., *Juglans regia* L., *Aesculus hippocastanum* L., plus rarement *Ailanthus altissima* (Miller) Swingle, *Juglans nigra* L., etc.

Ces communautés sont par ailleurs caractérisées par la présence de lianes : outre celles mentionnées pour les saulaies-peupleraies, on rencontre : *Hedera helix* L., *Clematis vitalba* L., plus rarement, *Tamus communis* L. et divers *Vitis* d'origine hybride ou cultivée⁶⁵.

La strate arbustive accueille des espèces d'humus doux (Loiseau, 1997) : *Prunus spinosa* L., *Prunus* × *fruticans* Weihe, *Crataegus monogyna* Jacq., *Cornus sanguinea* L., *Evonymus europaeus* L., *Sambucus nigra* L., *Ribes rubrum* L. Le troène (*Ligustrum vulgare* L.) quant à lui se développe dans les milieux les plus élevés les moins inondables.

La strate herbacée des frênaies-ormaies ligériennes est originale par la présence du perce-neige : *Galanthus nivalis* L. qui se développe à la fin de janvier en formant des tapis blancs avec de forts recouvrements ; cette espèce forme donc une synusie hivernale précoce. Les espèces caractéristiques de l'alliance sont *Cardamine impatiens* L., *Circaea lutetiana* L., *Aristolochia clematidis* L., *Roegneria canina* (L.) Nevski, *Rumex sanguineus* L. On trouve également des espèces

⁶³ autrement appelés montilles : ils sont dus à des remontées locales du substratum sous-jacent.

⁶⁴ représenté par la sous espèce *oxycarpa* (Willd.) Franco & Rocha Afonso

⁶⁵ En revanche, la vigne sauvage (*Vitis vinifera* L. subsp. *sylvestris* (C.C. Gmelin) Hegi) semble avoir totalement disparu depuis au moins 150 ans des bords de la Loire. Sur le Rhin, elle a fortement décliné mais reste présente (Trémolières *et al.*, 1988 ; Schnitzler, 2002), comme dans le delta du Danube.

mésophiles de sols forestiers riches neutrophiles : *Ranunculus ficaria* L., *Brachypodium sylvaticum* (Hudson) P. Beauv., *Poa nemoralis* L., *Arum italicum* Miller⁶⁶, *Arum maculatum* L., ou encore des nitrophiles : *Glechoma hederacea* L., *Lamium maculatum* L., *Galium aparine* L., *Geranium robertianum* L., *Moehringia trinervia* (L.) Clairv., *Viola odorata* L., *Chelidonium majus* L., etc.

Ces frênaies-ormaies sont menacées par des exploitations sylvicoles souvent mal appropriées. Les trouées effectuées dans la canopée favorisent le développement des arbustes épineux (*Prunus spinosa* L., *Rosa* sp. plur., *Rubus* sp. plur.) et réduisent souvent ces forêts à des fourrés arborescents banalisés (Schnitzler, 1995). On note également deux autres conséquences des activités anthropiques :

- la dégradation de la qualité de l'eau favorise les espèces eutrophes et nitrophiles, aux dépens des taxons plus mésotrophes à oligotrophes
- l'incision du lit qui s'est accélérée depuis une quarantaine d'années permet le développement de taxons collinéens qui sont moins limités par le stress par excès d'eau. Ainsi, outre le développement marqué des érables (*Acer campestre* L. ; *A. platanoides* L. ; *A. pseudoplatanus* L.), certaines espèces collinéennes sont indicatrices d'un certain assèchement : *Lonicera periclymenum* L., *Carpinus betulus* L., *Prunus avium* L., *Corylus avellana* L., *Tilia platyphyllos* Scop., *Ruscus aculeatus* L., *Sorbus torminalis* (L.) Crantz, *Stellaria holostea* L., *Ornithogalum pyrenaicum* L., etc.

Appartenance phytosociologique

Alnion incanae Pawl. in Pawl., Sokolowski & Wallisch 1928 : *Ulmenion minoris* Oberd. 1953 : *Ulmo-Fraxinetum angustifoliae* Rameau & Schmitt 1981 (= *Quercus roboris-Ulmetum laevis* (Issler 1924) Julve 1993 ex de Foucault 1996

Ulmo-Fraxinetum angustifoliae typicum subass. prov.

Ulmo-Fraxinetum angustifoliae ulmetosum laevis subass. prov.

Ulmo-Fraxinetum angustifoliae populetosum canescentis subass. prov.

Codes Natura 2000

91F0-3 Chênaies-ormaies à Frêne oxyphylle

6.1.5.3.2 Chênaie alluviale à Quercus robur

Comme on l'a évoqué ci-dessus, la Loire recèle une forêt alluviale évoluée moins inondable très proche des frênaies-ormaies mais dans lesquelles *Quercus robur* L. est l'espèce dominante et renferme parfois quelques taxons collinéens⁶⁷ marquant un début d'assèchement.

Appartenance phytosociologique

Alnion incanae Pawl. in Pawl., Sokolowski & Wallisch 1928 : *Ulmenion minoris* Oberd. 1953 : *Ulmo-Fraxinetum angustifoliae* Rameau & Schmitt 1981 (= *Quercus roboris-Ulmetum laevis* (Issler 1924) Julve 1993 ex de Foucault 1996

Ulmo-Fraxinetum angustifoliae quercetosum roboris subass. prov.

Quercus roboris-Ulmetum laevis loniceretosum Schnitzler 1995

Quercus roboris-Ulmetum laevis tilietosum Schnitzler 1995

Codes Natura 2000

91F0-3 Chênaies-ormaies à Frêne oxyphylle

⁶⁶ Cette espèce est la seule présente dans le lit endigué de la Loire occidentale, notamment en Touraine et en Anjou ; elle se caractérise par un développement des feuilles à l'automne.

⁶⁷ Ces taxons ligneux ou herbacés proviennent des coteaux et des plateaux qui dominent la vallée.

6.1.5.3.3 Chênaies-charmaies

Les chênaies-charmaies à *Quercus robur* L. et *Carpinus betulus* L. (Chevallier, 1996) se rencontrent dans le lit endigué ou dans le val. Elles possèdent une composition floristique voisine à la chênaie alluviale à *Quercus robur* L., mais elle s'enrichit nettement en charme. Dans le contexte ligérien, leur statut syntaxonomique n'est pas clarifié et il convient encore de les rattacher au type précédent. En cas de dégradation ou d'assèchement supplémentaire, elles peuvent conduire au type suivant.

Appartenance phytosociologique

Alnion incanae Pawl. in Pawl., Sokolowski & Wallisch 1928 : *Ulmenion minoris* Oberd. 1953 : *Ulmo-Fraxinetum angustifoliae* Rameau & Schmitt 1981 (= *Quercus roboris-Ulmetum laevis* (Issler 1924) Julve 1993 ex de Foucault 1996

Ulmo-Fraxinetum angustifoliae quercetosum roboris subass. prov.

Quercus roboris-Ulmetum laevis loniceretosum Schnitzler 1995

Quercus roboris-Ulmetum laevis tilietosum Schnitzler 1995

Codes Natura 2000

91F0-3 Frênaies-Ormaies des bords de la Loire et de l'Adour

6.1.5.3.4 Chênaie sèche à *Quercus robur*

Cette communauté marque un pas de plus vers la déconnexion vis-à-vis de la nappe alluviale ou de l'inondabilité. On assiste à une disparition progressive des espèces les plus mésophiles à mésohygrophiles (*Ulmus laevis* Pallas par exemple et nombre d'herbacées) et à l'arrivée massive d'espèces collinéennes⁶⁸ ou allochtones : *Betula pendula* Roth, *Pinus nigra* Arnold, *Robinia pseudoacacia* L., *Quercus humilis* Miller⁶⁹, etc. Cet assèchement a été constaté sur différentes îles et francs-bords de la Loire (Chevallier, 1996) ; il se traduit également par des problèmes de mortalité de *Fraxinus angustifolia* Vahl. (constaté près de Montlouis/Loire) ou de *Quercus robur* L. (cas observés par Chevallier, 1997 à Guilly dans le Loiret). Ces dépérissements peuvent également s'expliquer par la pollution des eaux (Schnitzler, com. pers.), mais on peut en douter dans ce cas précis dans la mesure où l'inondation est faible. La strate herbacée se caractérise par l'apparition d'espèces acidiphiles : *Holcus mollis* L., *Carex pallescens* L., *Teucrium scorodonia* L., etc. Cette chênaie jouxte souvent des pelouses xérophiles comme à Cosne/Loire (Loiseau, 2001) ou à Guilly.

Appartenance phytosociologique

Robinio pseudoacaciae-Ulmenion minoris Julve 1993 *pro parte*

6.1.5.4 Autres types de forêts

6.1.5.4.1 Frênaies fraîches

Les frênaies fraîches, à *Fraxinus angustifolia* Vahl. et/ou *F. excelsior* L. se localisent pour la plupart dans les vals. Elles ont besoin d'une humidité prononcée une grande partie de l'année et d'un substrat suffisamment fin qui assure une rétention suffisante ou bien d'une faible fluctuation des lignes d'eau au cours de l'année. C'est pourquoi, on les rencontre le long des petits affluents de la plaine alluviale. Dans la strate arborescente, *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. accompagne les frênes. La strate arbustive est assez pauvre en espèces, mais *Ribes rubrum* L. y est très répandu. La strate

⁶⁸ en plus des espèces citées plus haut

⁶⁹ Le chêne pubescent peut profiter de substrats localement plus calcicoles, mais c'est plutôt son caractère thermophile et xérophile qui conditionne sa présence. Il provient des flancs des coteaux calcaires du Val de Loire. Un tel phénomène similaire a été mis en évidence sur le bassin du Rhône (Marston *et. al.*, 1995 ; Pautou & Girel, 1994 ; Pautou & Ponsero, 1996 ; Bravard *et. al.*, 1997 ; Girel *et. al.*, 1997)

herbacée est caractérisée par *Carex remota* L., *Carex pendula* Hudson (rare) ou *Athyrium filix-femina* (L.) Roth.

Appartenance phytosociologique

Alnion incanae Pawl. in Pawl., Sokolowski & Wallisch 1928 : *Alnenion glutinoso-incanae* Oberd. 1953 : *Carici remotae-Fraxinetum* Koch 1926

Codes Natura 2000

91E0-8 Aulnaies-frênaies à Laîche espacée des petits ruisseaux

6.1.5.4.2 Aulnaies-frênaies

Cette communauté, qui a besoin de sols plus engorgés que la précédente, est uniquement représentée dans certains vals au niveau des ripisylves des affluents⁷⁰. Elle succède topographiquement aux saulaies buissonnantes à *Salix acuminata* Miller. Elle est caractérisée par la présence de grandes herbes des mégaphorbaies comme *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim., *Thalictrum flavum* L., *Calystegia sepium* (L.) R. Br., *Symphytum officinale* L., et une strate arbustive variée.

Appartenance phytosociologique

Alnion incanae Pawl. in Pawl., Sokolowski & Wallisch 1928 : *Alnenion glutinoso-incanae* Oberd. 1953 : *Fraxino excelsioris-Alnetum glutinosae* (Matuszkiewicz 1952) Julve 1993 ex de Foucault 1994 *pro parte*

Salicion cinereae Th. Müll. et Görs 1958 : *Alno glutinosae-Salicetum cinereae* (Allorge 1922) Doing 1962 *pro parte*

Codes Natura 2000

91E0-11 Aulnaies à hautes herbes *pro parte*

6.2 REPARTITION LONGITUDINALE DES COMMUNAUTES VEGETALES

Les communautés végétales décrites dans la typologie, ne se répartissent pas de façon homogène sur le long du fleuve ; elles sont l'objet, entre autres, d'un déterminisme phytogéographique. Le tableau 17 ci-après propose ainsi une synthèse de leur répartition entre le Charolais et l'Anjou. En gris foncé figurent les communautés fréquemment représentées, en gris clair, les communautés moins fréquentes ou dispersées et lorsque les cases sont blanches, les communautés sont absentes de la zone géographique considérée

⁷⁰ Les aulnaies n'existent pas dans le lit endigué de la Loire, ni même aux abords du lit vif en amont du Bec d'Allier. Cela s'explique par le fait qu'*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. a besoin d'un bon approvisionnement en eau (Dethioux, 1974) avec des battements de nappe pas trop importants ou un substrat localement fortement enrichi en fines.

	Charolais	Bec d'Allier	Orléans	Tours	Bec de Vienne	Anjou
Communautés aquatiques						
Communautés algales						
Algues filamenteuses et coloniales microphytiques						
Algues benthiques macrophytiques			présence potentielle			
Communautés à hydrophytes flottants dominées par les lentilles d'eau						
Communautés dominées par les potamots						
Communautés dominées par les myriophylles et les nénuphars						
Communautés dominées par les renoncles aquatiques des eaux stagnantes						
Communautés dominées par les renoncles aquatiques des eaux courantes						
Communautés d'hélophytes, mégaphorbaies et ourlets riverains						
Communautés d'amphiphytes						
Roselières						
Phragmitaies						
Autres roselières						
Mégaphorbaies						
Phalaridaies						
Ourlets riverains						
Magnocariçaies						
Communautés herbacées du lit mineur						
Communautés des grèves humides à développement estival						
Communautés pionnières des sables humides du <i>Chenopodium rubri</i>						
Communautés pionnières des vases exondées du <i>Nanocyperion flavescentis</i>						
Communautés des basses vaseuses du lit mineur du <i>Bidention tripartitae</i>						
Communautés des hautes grèves						
Communauté à <i>Hieracium peleterianum</i> subsp. <i>ligericum</i> et <i>Corynephorus canescens</i>						
Communautés pionnières alluviales des sables du lit mineur (friches herbacées héliophiles)						
Prairies, landes, friches et autres communautés à l'écart du lit mineur						
Communautés hygrophiles						
Communautés hygrophiles des dépressions pacagées						
Prairies à <i>Elytrigia repens</i> et <i>Rumex crispus</i>						
Communauté printanière à <i>Myosurus minimus</i>						
Cariçaies						
Prairies humides atlantiques						
Prairies hygrophiles						
Prairies mésohygrophiles de fauche						

	Charolais	Bec d'Allier	Orléans	Tours	Bec de Vienne	Anjou
Prairies mésophiles et mésoxérophiles						
Prairies mésophiles à <i>Arrhenatherum elatius</i> dominant						
Prairies mésophiles à <i>Elytrigia campestris</i> x <i>repens</i> dominant						
Prairies mésoxérophiles à xérophiles à <i>Elytrigia campestris</i> et/ou <i>Elytrigia campestris</i> x <i>intermedia</i>						
Prairies pâturées mésophiles						
Pelouses et autres communautés xérophiles à mésophiles du lit majeur						
Pelouses à <i>Sedum</i> sp. plur. dominants						
Pelouses à <i>Corynephorus canescens</i>						
Pelouses à <i>Festuca longifolia</i>						
Pelouses, landines à <i>Artemisia campestris</i>						
Landes à genêts						
Landes à <i>Cytisus scoparius</i>						
Landes à <i>Cytisus oromediterraneus</i>						
Fruticées						
Fourrés précurseurs de la forêt de bois durs						
Communautés forestières						
Forêts de bois tendres						
Les saulaies buissonnantes						
Saulaie buissonnante à <i>Salix triandra</i> et à <i>Salix viminalis</i>						
Saulaie buissonnante à <i>Salix purpurea</i> de bas niveau						
Saulaie buissonnante à <i>Salix purpurea</i> de haut niveau						
Saulaies buissonnantes à <i>Salix acuminata</i>						
Saulaies-peupleraies						
Saulaie-peupleraie à <i>Salix alba</i>						
Saulaie-peupleraie à <i>Populus nigra</i> dominant						
Peupleraie sèche à <i>Populus nigra</i>						
Forêts intermédiaires						
Forêts de bois durs						
Frênaies-ormes						
Chênaie alluviale à <i>Quercus robur</i>						
Chênaies-charmaies						
Chênaie sèche à <i>Quercus robur</i>						
Autres types de forêts						
Frênaies fraîches						
Aulnaies-frênaies						

Tableau 17 – Répartition longitudinale des communautés végétales désignées dans la typologie

6.3 SCHEMAS DE SYNTHESE DE L'ORGANISATION DES COMMUNAUTES VEGETALES AU SEIN DE L'HYDROSYSTEME ET DE LEUR EVOLUTION DANS LE TEMPS

Les communautés végétales que l'on rencontre dans les différents compartiments ou sous-systèmes s'insèrent dans des successions dont le déroulement résulte d'interactions entre les processus allogéniques et autogéniques, les régimes de perturbations et de stress et des stratégies des plantes aux différents stades phénologiques. Ces processus sont d'une très grande complexité et nous ne les développons pas ici ; nous nous limitons ici à l'exposé de nos observations et de nos analyses.

Il convient néanmoins d'ajouter ici que certaines communautés sont sujettes à une dynamique dans le temps infléchi par les actions anthropiques majeures récentes. Les actions anthropiques plus anciennes comme l'édification des levées à partir du Moyen-Age ou des ouvrages de navigation au XIX^e siècle sont très difficiles à évaluer car nous ne disposons pas de données paléobotaniques satisfaisantes, ni même d'un réel état de référence phytoécologique au cours du XX^e siècle. Les conséquences des actions anthropiques récentes dans les successions peuvent être illustrées à travers les quelques exemples suivants.

Les prairies mésophiles du lit endigué ne font plus l'objet de pâturage extensif depuis plusieurs décennies. Ces prairies se sont progressivement transformées, selon les cas, en fruticées ou en fourrés qui ont précédé l'installation des communautés forestières de bois durs (frênaie-orme). Il s'agit donc bien d'un nouveau mode d'évolution imposé par la déprise agricole, puisque les frênaies-ormes résultent normalement de l'évolution des saulaies-peupleraies par l'exhaussement du substrat qui permet l'installation progressive des essences de bois durs.

Certains boisements du lit endigué, ainsi que les processus successionnels dont ils sont issus résultent également d'actions anthropiques. Les fourrés à *Ulmus minor* Miller et *Robinia pseudoacacia* L. proviennent de perturbations anthropiques directes (déboisements drastiques), ou indirectes (incision du lit, graphiose de l'orme). De tels fourrés sont susceptibles de se maintenir durablement compte tenu de la xéricité des substrats vis-à-vis des plantules de bois durs comme *Fraxinus angustifolia* Vahl. ou *Quercus robur* L. et de la compétition des deux arbres dominants. De même, la peupleraie « sèche » à *Populus nigra* L. est probablement favorisée par l'incision du lit. Enfin, certaines forêts de bois durs à *Quercus robur* L. sont marquées par l'émergence d'espèces collinéennes. Il s'agit d'un processus à peu près « normal » sur le long terme (quelques centaines ou milliers d'années) lorsqu'un fleuve surcreuse sa plaine alluviale et délaisse des terrasses plus ou tout inondables et sur lesquelles on pourrait constater de telles évolutions. Or, à notre échelle, « l'assèchement » de ces forêts de bois durs (frênaies-ormes initiales) s'est produit sur seulement quelques décennies et au sein du lit endigué lui-même.

Les schémas proposés ci-après permettent d'avoir une vue synthétique de l'organisation des différentes communautés végétales de la plaine alluviale de la Loire en relation avec les paramètres structurants de l'hydrosystème, en particulier l'inondabilité, la texture du substrat et parfois sa richesse globale en nutriments. Ces paramètres sont ici exprimés de façon qualitative et par comparaison avec l'ensemble des autres communautés. L'évolution dans le temps exprime le sens (flèches) dans lequel s'organise les successions. Les flèches circulaires marquent particulièrement les communautés qui ne sont jamais ou très rarement susceptibles d'évolution (cas notamment des communautés estivales d'annuelles des grèves, perpétuellement réinitialisées lors de la montée des eaux).

Ces schémas qui illustrent la dynamique globale de la végétation, ne représentent pas de façon exhaustive l'ensemble des groupements végétaux. Afin de faciliter la lecture, ils ont été séparés selon les grands compartiments de l'hydrosystème.

6.3.1 LES COMMUNAUTÉS DU LIT ENDIGUÉ

Avant d'envisager l'évolution dans le temps des communautés végétales, la figure 54 propose une synthèse de leur distribution dans le lit endigué en fonction des substrats, du facteur énergétique et des structures géomorphologiques. Les diagrammes proposés ici sont valables dans le lit endigué de la Loire moyenne, mais également en amont.

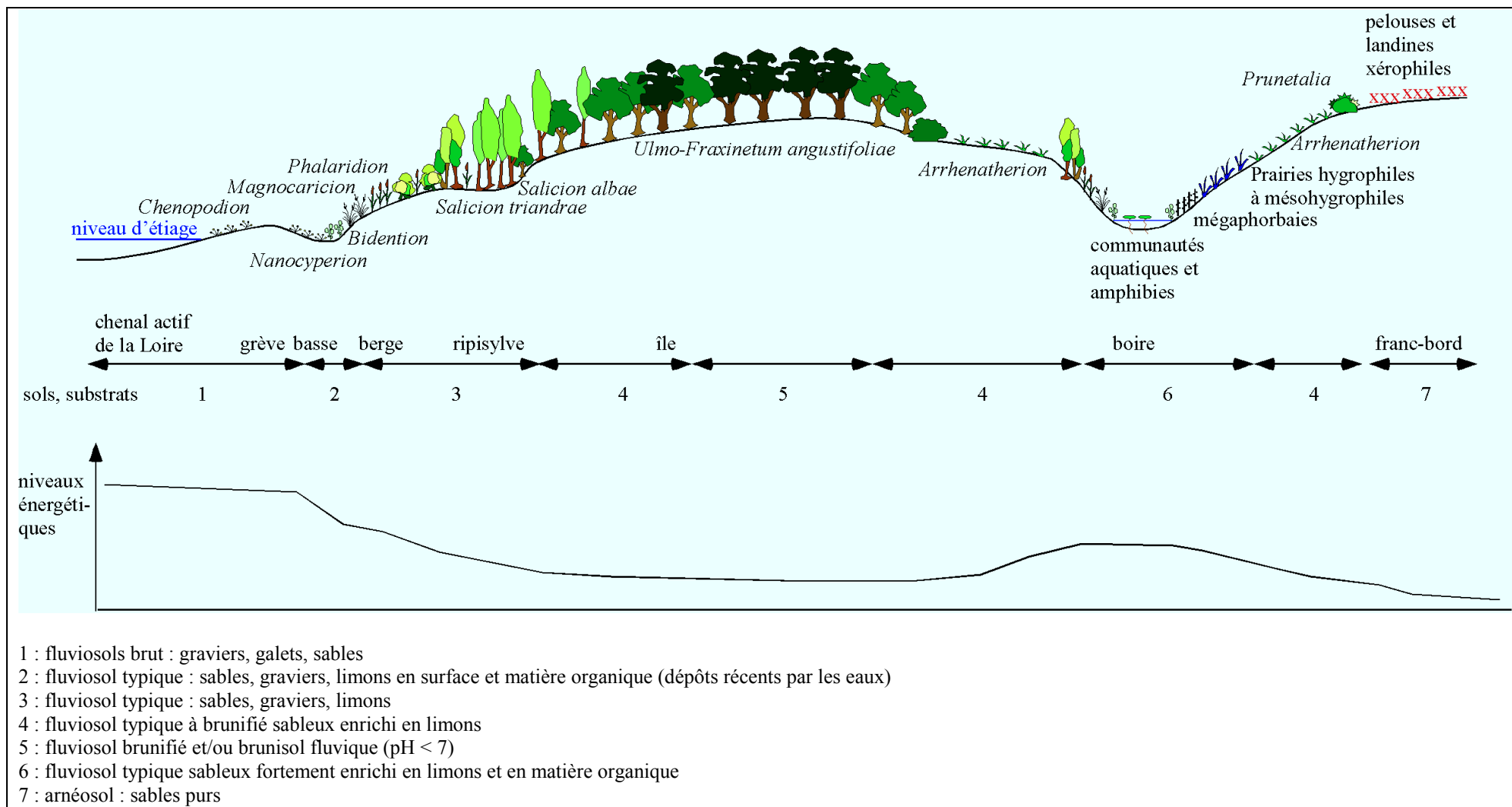


Figure 54 – Organisation des communautés végétales dans le lit endigué de la Loire

6.3.1.1 Évolution des communautés du lit mineur

Le lit mineur, selon la terminologie évoquée auparavant correspond aux espaces inondés plus de 10 j/an en moyenne, soit la limite, s'il y a lieu entre les communautés forestières de bois tendres et celles de bois durs.

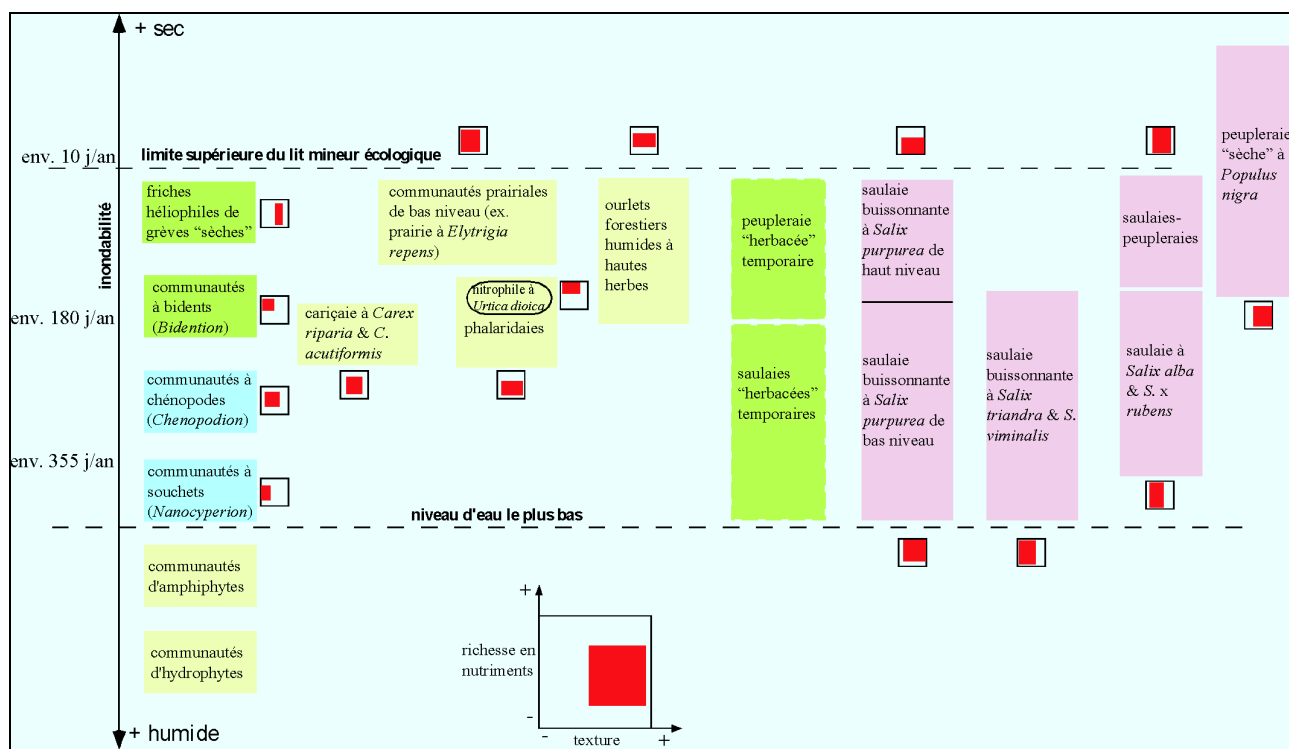


Figure 55-A – Caractérisation des communautés végétales du lit mineur

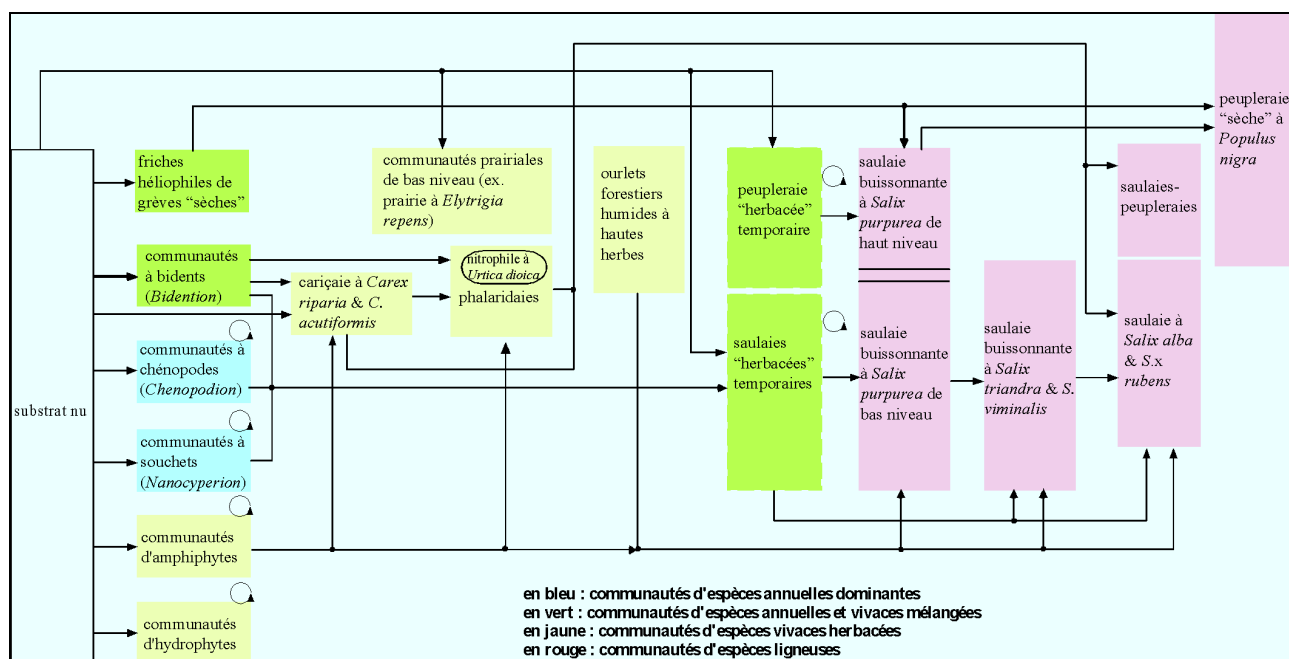


Figure 55-B – Dynamique dans le temps des communautés végétales du lit mineur

6.3.1.2 Évolution des communautés du lit majeur

Sur la figure 56, on présente la dynamique des communautés végétales du lit majeur endigué. Toutefois, les communautés prairiales les plus hygrophiles ont été rajoutées dans la mesure où on peut les rencontrer à l'écart du lit vif.

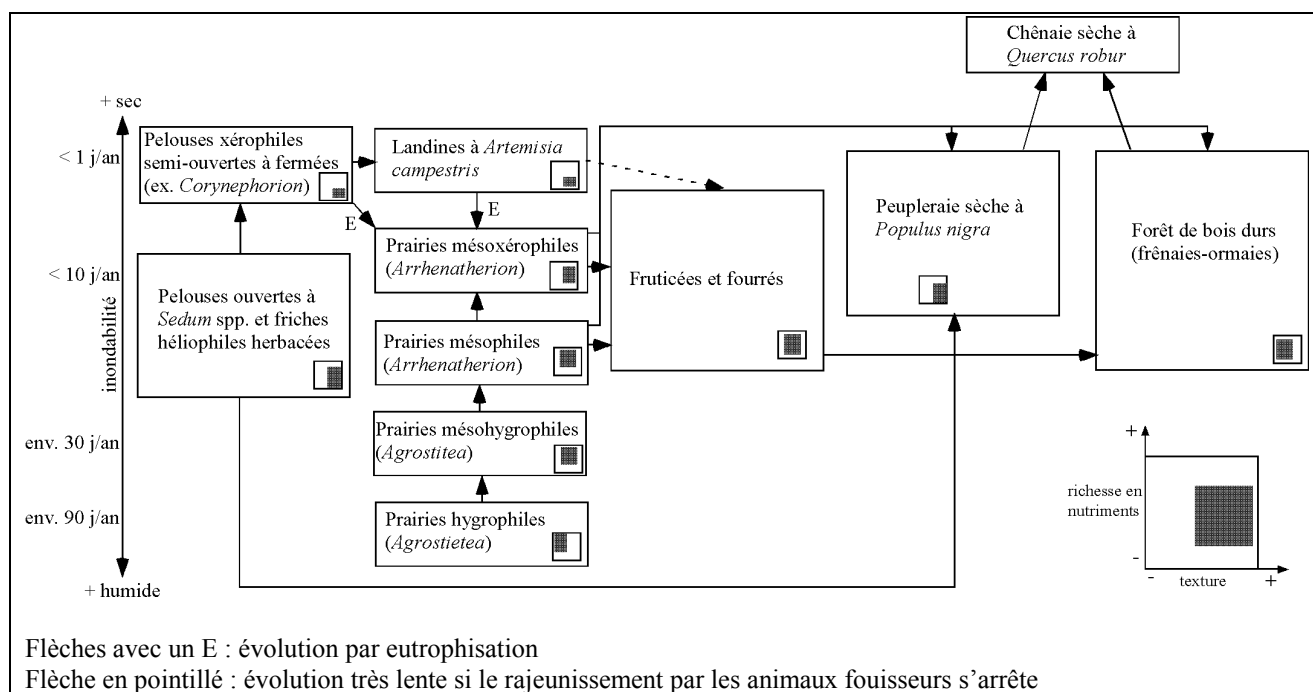


Figure 56 – Caractérisation des communautés végétales du lit majeur endigué et dynamique dans le temps

6.3.1.3 Cas particulier des communautés forestières

Les successions qui s'opèrent dans les forêts alluviales ou les autres boisements du lit endigué de la Loire sont d'une grande complexité. Une synthèse est proposée (fig. 57), mais pour plus de prudence, aucune flèche précise n'indique le déroulement des successions. Le gradient vertical (inondabilité) correspond également à un gradient lié au régime de perturbation qui diminue vers le haut. Dans le lit endigué de la Loire, ces deux gradients sont liés assez strictement dans la mesure où les levées ne sont jamais très éloignées et imposent un régime de perturbation accru en cas de crue (l'eau monte rapidement entre les levées).

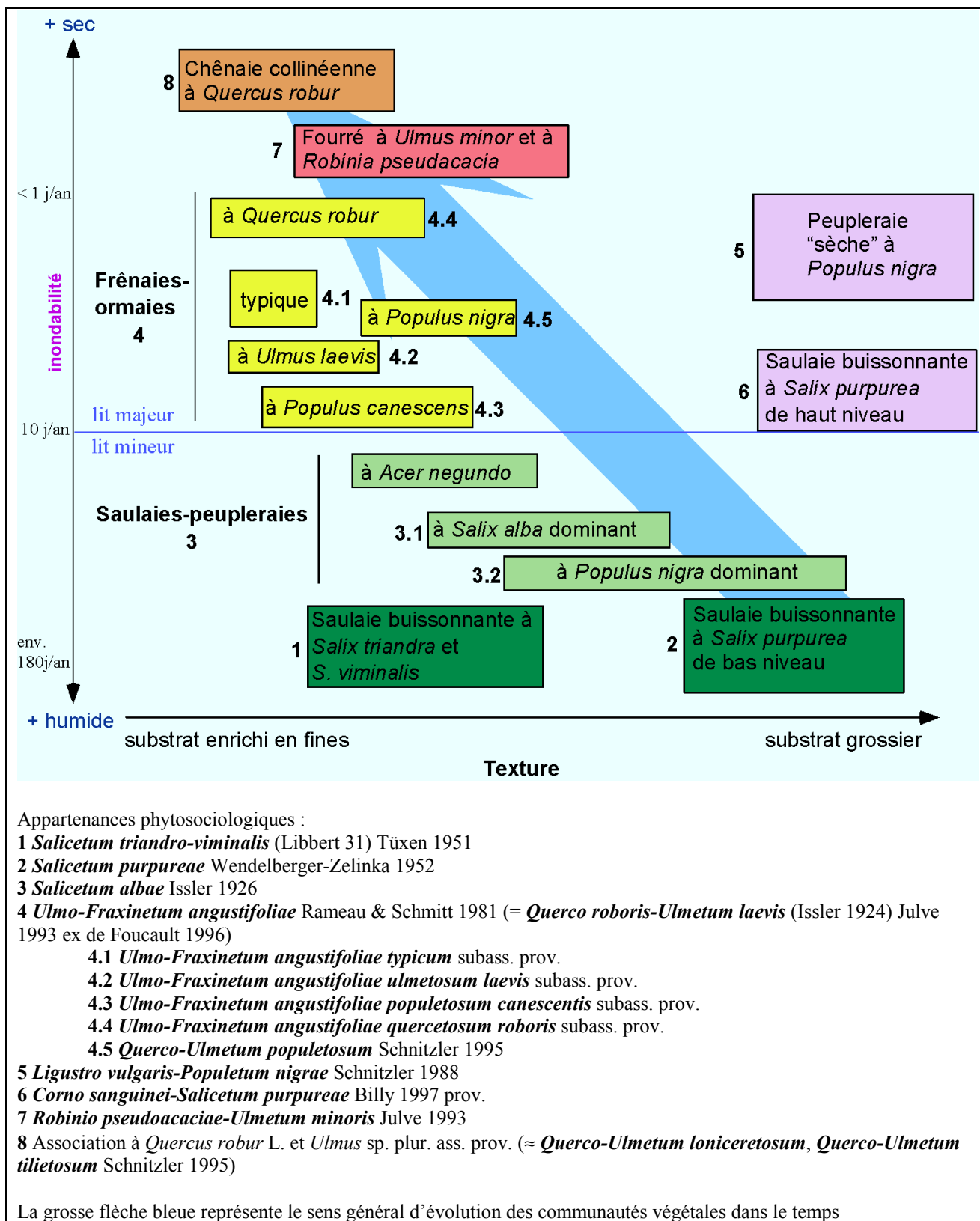


Figure 57 – Caractérisation stationnelle selon les gradients textural et hydrique et évolution dans le temps des communautés forestières alluviales du lit endigué de la Loire

6.3.2 LES COMMUNAUTES DES VALS INONDABLES

Les vals inondables, notamment lorsqu'ils ne sont pas trop anthropisés, peuvent constituer des ensembles fonctionnels à part entière et il faut, bien entendu, les traiter de façon séparée ici compte tenu de l'existence de communautés végétales très différentes soumises à des perturbations beaucoup plus faibles que dans le lit endigué de la Loire. La figure 58 résume leur dynamique.

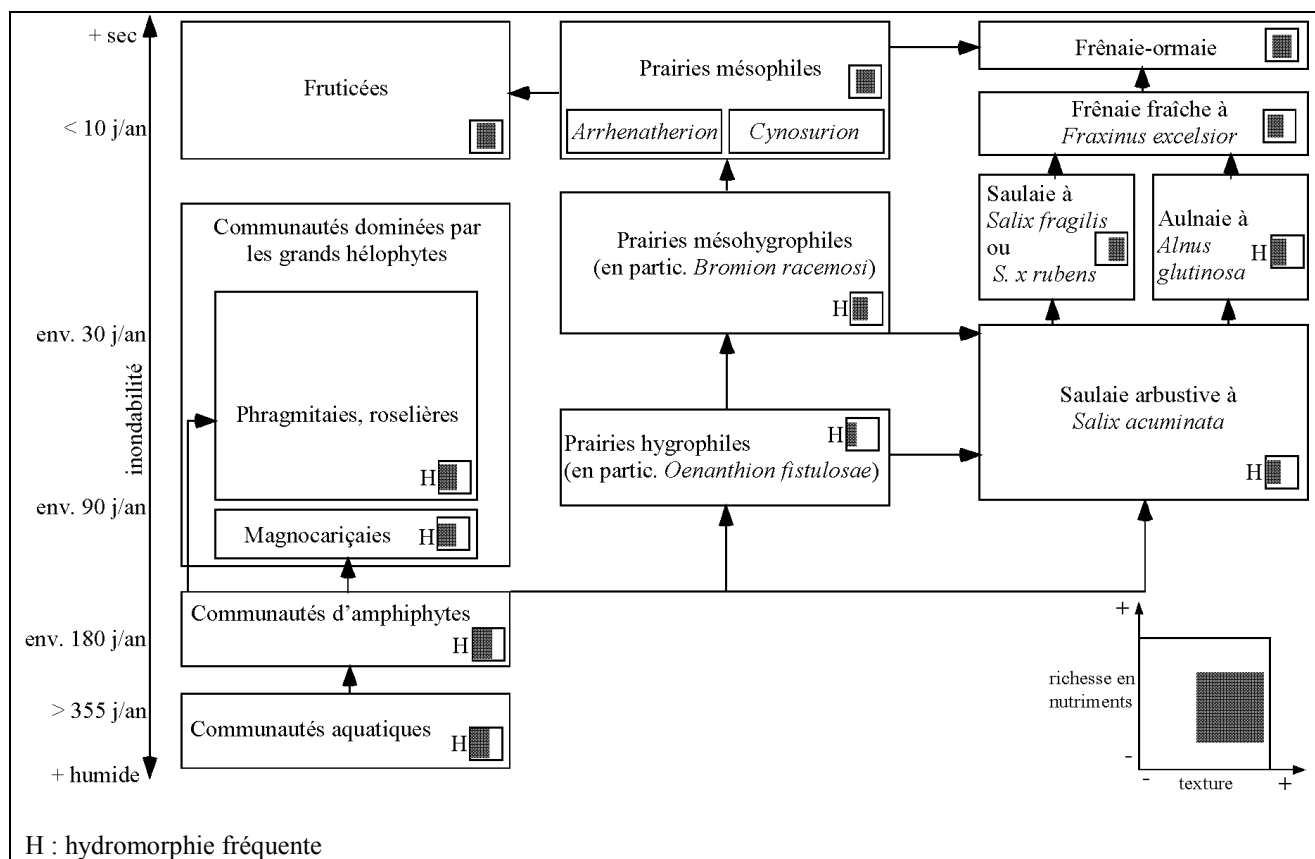


Figure 58 – Caractérisation des communautés végétales du val inondable et dynamique dans le temps

6.4 VERS UNE MODELISATION DU FONCTIONNEMENT DE L'HYDROSYSTEME

6.4.1 LE MODELE PREDICTIF : INTERET ET LIMITES

Le modèle prédictif s'envisage dans le cadre d'une gestion raisonnée de l'hydrosystème en prenant en compte et en conciliant les différentes fonctions et usages de l'hydrosystème.

La modélisation a pour objectif de prévoir l'évolution de l'hydrosystème (sa végétation en particulier) dans le temps :

- soit en conservant des paramètres environnementaux dans une dynamique similaire à celle connue aujourd'hui,

- soit en le soumettant à des modifications d'origine anthropique (aménagement, gestion).

Il est important de noter qu'il est toujours délicat de faire des prévisions notamment lorsqu'un aménagement conduit à la création de nouvelles conditions écologiques. Les communautés végétales peuvent donc être soumises à des phénomènes inédits de succession. Par ailleurs, il est nécessaire de prendre en compte des échelles d'espace et de temps sur lesquelles interviennent les modifications écologiques dues à un aménagement. Celui-ci peut en effet provoquer des évolutions locales, parfois réversibles, masquant alors des changements plus fondamentaux et irréversibles à une échelle plus globale. Enfin, les actions anthropiques anciennes ou plus récentes, souvent difficiles à appréhender, viennent encore perturber les capacités d'analyse.

Un tel modèle ne peut être envisagé que si l'on détient un minimum de connaissances sur la dynamique spatiale et temporelle de la végétation et des concepts qui y sont rattachés, comme ceux qui ont été évoqués tout au long de cette thèse (hydrosystème, stratégies, successions, etc.). Par ailleurs, l'exploitation du modèle doit être replacée dans un contexte historique de l'évolution de la végétation, de l'occupation des sols et des usages anthropiques pratiqués dans la plaine alluviale, même s'il est vrai qu'à ce titre, les connaissances restent très modestes, surtout avant 1850.

La mise en œuvre d'un modèle implique également que les données soient collectées par des opérateurs efficaces (la systématique botanique dans le contexte ligérien n'étant pas nécessairement évidente au premier abord) et selon des méthodes standardisées si l'on souhaite que l'échantillonnage soit représentatif et répétable.

Les données floristiques sont associées à des données abiotiques qui régissent en grande partie la distribution spatiale et temporelle des communautés végétales comme l'inondabilité (y compris vis-à-vis de la nappe), la texture du substrat ou la disposition par rapport aux flux énergétiques.

La mise en parallèle des données abiotiques et biologiques doit s'accompagner d'une appréciation auto-écologique des taxons rencontrés et des diverses composantes physiques, chimiques, biologiques et anthropiques qui permettent de diagnostiquer l'état dans lequel se trouve l'hydrosystème dans son ensemble et de celui des écosystèmes qui le composent.

Les modélisations ou les indices biologiques impliquent parfois l'établissement de listes d'espèces indicatrices d'un état présent ou souhaitable des écosystèmes étudiés. Or une telle approche est difficile dans l'état actuel des choses pour les raisons suivantes :

- les écosystèmes de plaine alluviale, et de la Loire en particulier sont extrêmement complexes, compte tenu du grand nombre de paramètres environnementaux qui entrent en jeu ;
- les conditions auto-écologiques des plantes en général et notamment dans le contexte ligérien ne sont encore qu'imparfaitement connues ;
- la désignation d'espèces indicatrices constitue parfois une simplification trop importante pour caractériser un écosystème ; en effet, ces espèces n'intègrent pas forcément l'ensemble des conditions stationnelles et il faut les replacer dans leur contexte.

De l'ensemble de ces remarques, il ressort que le modèle prédictif n'est pas une fin en soi, mais une simple aide à l'expertise écologique.

L'analyse inter-classe réalisée en fonction des sites étudiés sur la Loire (cf. § 5.3.1.3) a montré que l'organisation spatiale de la végétation n'était pas homogène et que l'ordre hiérarchique dans lequel interviennent les paramètres abiotiques structurants peut différer. En conséquence, il apparaît

primordial de constituer un modèle local à l'aide de relevés phytoécologiques et de données abiotiques collectées sur le site (ou éventuellement sur un site de référence très proche vis-à-vis de l'anthropisation, de l'occupation des sols, des conditions géomorphologiques, de la flore et de la végétation, etc.). Il s'avère qu'au moins 80 à 100 relevés phytoécologiques soient nécessaires pour que l'échantillonnage puisse être statistiquement valide.

6.4.2 PARAMETRES PRIS EN COMPTE

Dans le cadre du modèle, les paramètres pris en compte doivent d'abord être suffisamment structurants vis-à-vis de la répartition et de la dynamique des communautés végétales. Ensuite, pour être facilement exploitables, ils doivent être d'un accès suffisamment simple (facilité et effort de collecte des données). Beaucoup de paramètres sont importants, mais un petit nombre d'entre eux ont retenu notre attention dans la mesure où ils ont montré leur pertinence dans l'étude réalisée (cf. § 5.3.1). Les paramètres retenus sont donc les suivants :

- l'inondabilité, c'est-à-dire le nombre de jours où le sol est submergé (par les eaux de surface, plus rarement par la seule remontée de nappe) au niveau de la communauté végétale considérée,
- l'éloignement par rapport à un chenal actif (chenal principal ou secondaire),
- la texture de l'horizon superficiel estimée visuellement.

Les analyses inter-classe pratiquées (cf. § 5.3.1) ont permis de construire des cartes factorielles visualisant les relevés phytoécologiques (et les espèces) en fonction de ces différents paramètres, qui structurent les nuages de points (fig. 59-A à 61-C).

6.4.2.1 Paramètre « inondabilité »

La figure 59-A montre la répartition des relevés phytoécologiques dans l'analyse inter-classe en fonction des modalités prises par le paramètre « inondabilité ». L'axe F1 représente donc nettement ce facteur hydrique alors que l'axe F2 peut indiquer « l'adversité écologique » représentée par ce gradient (ou ses conséquences), puisque les relevés réalisés sur les espaces les plus secs (à gauche) ou les plus humides (à droite) se situent dans le bas du plan factoriel, alors que les relevés réalisés en conditions mésophiles se localisent vers le haut. On remarque également un « effet Guttman » indiquant une relation entre les informations portées par F1 et F2.

Dans le cadre de la gestion ou de l'aménagement de l'hydrosystème, si l'on considère une communauté ou un ensemble de communautés végétales, toute baisse ou augmentation notable de l'inondabilité pourrait se traduire par un changement de classe d'inondabilité. Chaque classe est caractérisée par un ensemble de relevés (fig. 59-B). Ces relevés peuvent correspondre à des communautés certes différentes si l'on considère les autres paramètres environnementaux, mais caractérisent néanmoins un type écologique vis-à-vis du facteur hydrique. Un changement de l'inondabilité consécutif à un aménagement engendrerait donc des modifications importantes dans la composition floristique (fig. 59-C). Afin de visualiser les affinités des espèces vis-à-vis de l'inondabilité, des histogrammes montrent les fréquences observées dans chaque classe d'inondabilité (annexe 11-A). Ces graphiques permettent de vérifier ou non la viabilité des espèces dans les nouvelles conditions après aménagement.

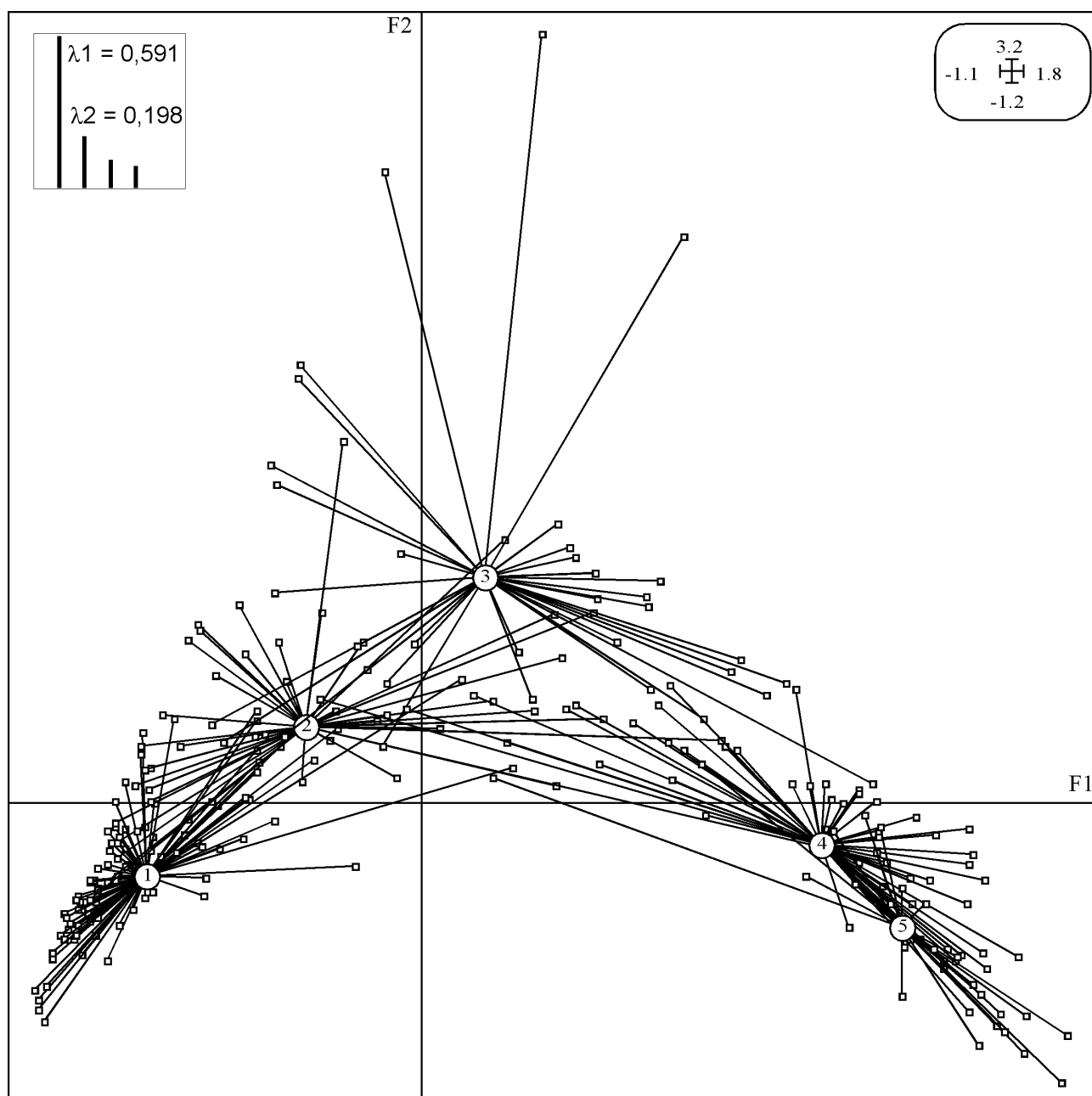


Figure 59-A – Analyse inter-classe du paramètre « inondabilité » (5 classes) : distribution des relevés phytocéologiques en fonction des barycentres des classes

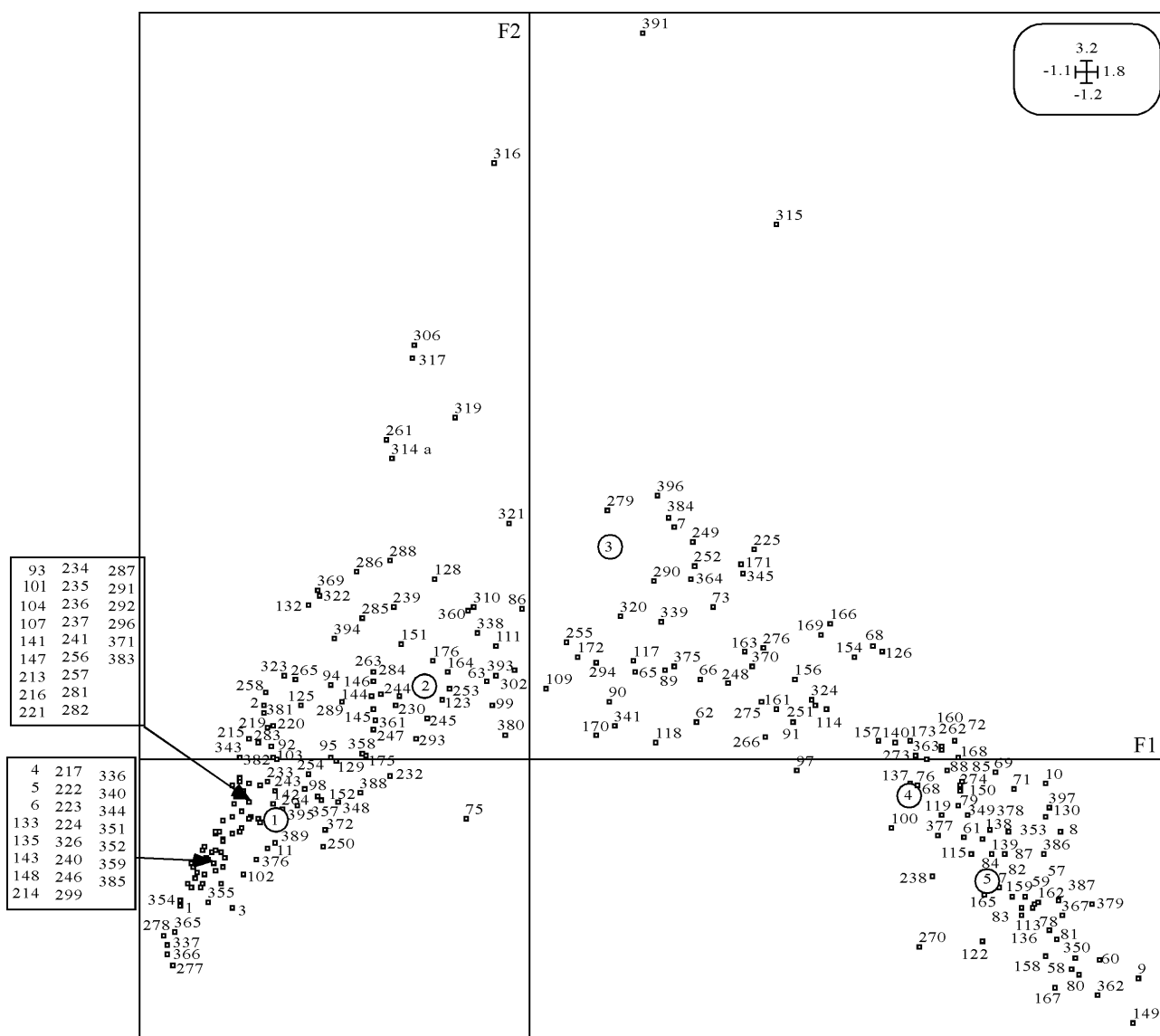


Figure 59-B – Analyse inter-classe du paramètre « inondabilité » (5 classes) : distribution des relevés phytocéologiques

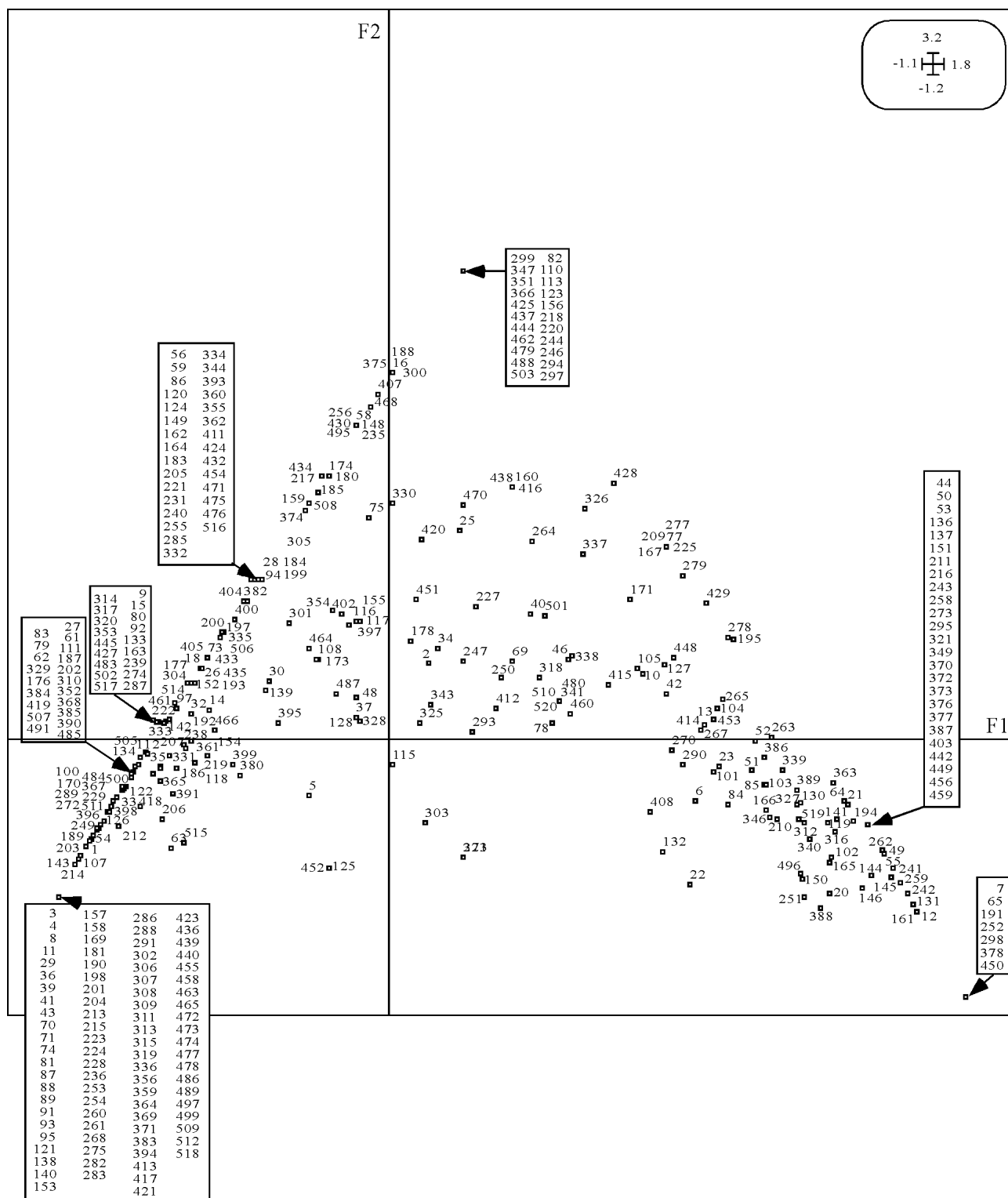


Figure 59-C – Analyse inter-classe du paramètre « inondabilité » (5 classes) : distribution des espèces

6.4.2.2 Paramètre « éloignement par rapport à un chenal actif »

Ce paramètre, qui a été explicité précédemment (cf. § 5.3.1.1) discrimine fortement les relevés phytocologiques (classe 4, fig. 60-A) qui se situent notamment dans le val inondable (à l'extérieur des levées). L'axe F1 exprime donc un facteur énergétique (gradient de dissipation de l'énergie cinétique, diffusion de nutriments, de diaspores, etc.). Dans le lit endigué, la classe 1 d'éloignement (≤ 50 m) se distingue plus nettement des classes 2 et 3, ce qui montre nettement l'importance que revêt la proximité immédiate des chenaux qui véhiculent les flux énergétiques. L'axe F2 illustre une nouvelle fois et, pour une large part, le gradient hydrique avec en haut, les relevés qui correspondent aux communautés les plus hygrophiles et en bas, les relevés des pelouses xérophiles ou des forêts les plus sèches.

Si des opérations de gestion ou des aménagements étaient pratiqués à l'intérieur du lit endigué, seules les classes 1 à 3 pourraient être concernées, à moins d'envisager l'effacement des levées⁷¹. Même dans ce cas hautement improbable, l'hydrosystème conserverait des ensembles fonctionnels distincts, mais peut-être avec des contours moins nets et variables dans le temps.

L'annexe 11-B montre que les thérophytes et les espèces rudérales (selon Grime, 1979) caractérisent essentiellement la classe 1, compte tenu des perturbations fortes aux abords des chenaux actifs.

⁷¹ Un telle action permettrait d'augmenter considérablement la connectivité transversale de l'hydrosystème (pour l'ensemble des communautés biologiques). Toutefois, une telle mesure n'est globalement pas envisageable en raison de l'occupation des sols, de l'urbanisation de certains vals et du respect de la sécurité des biens et des personnes.

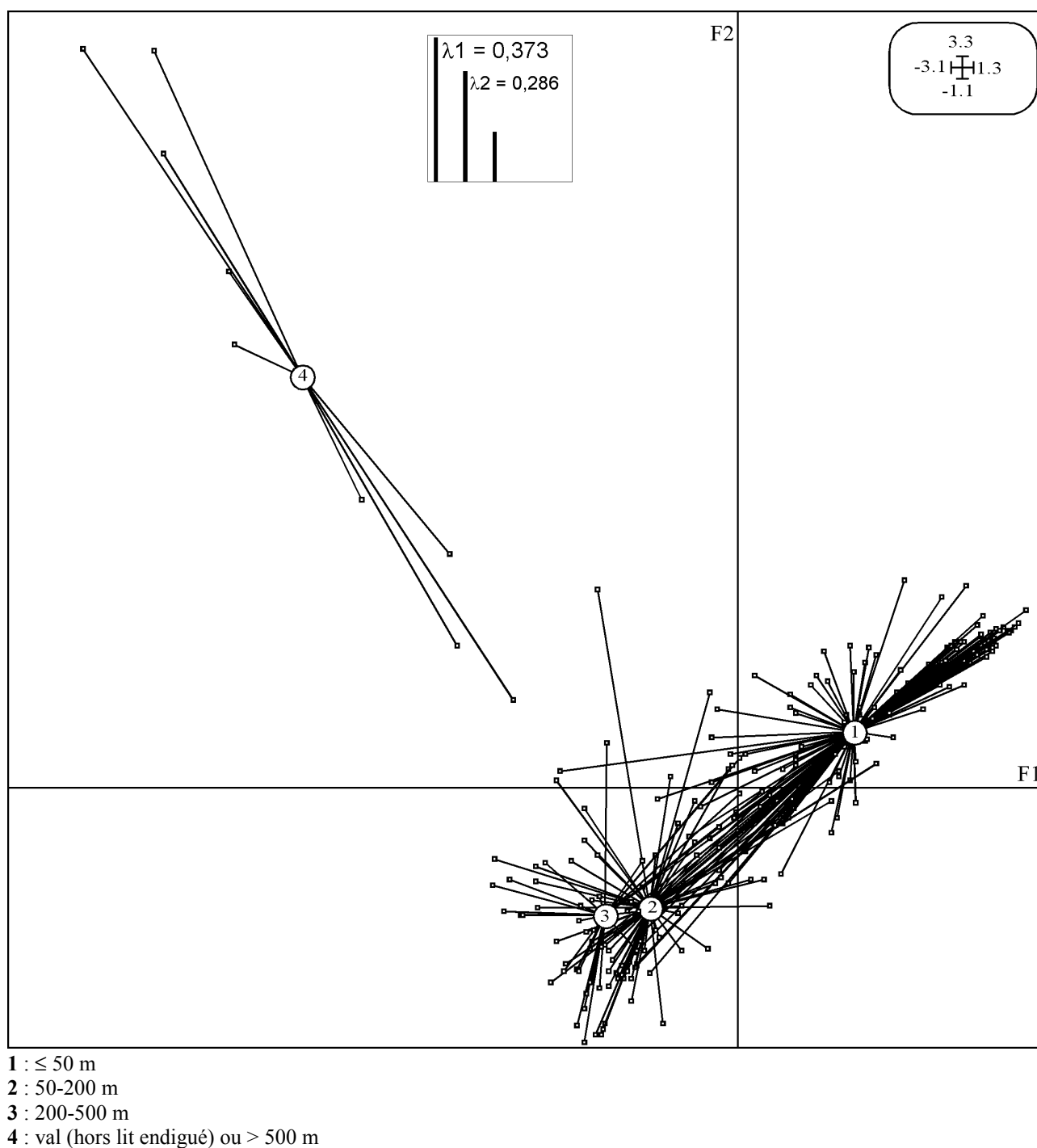


Figure 60-A – Analyse inter-classe du paramètre « éloignement par rapport à un chenal actif » : distribution des relevés phytocéologiques en fonction des barycentres des classes

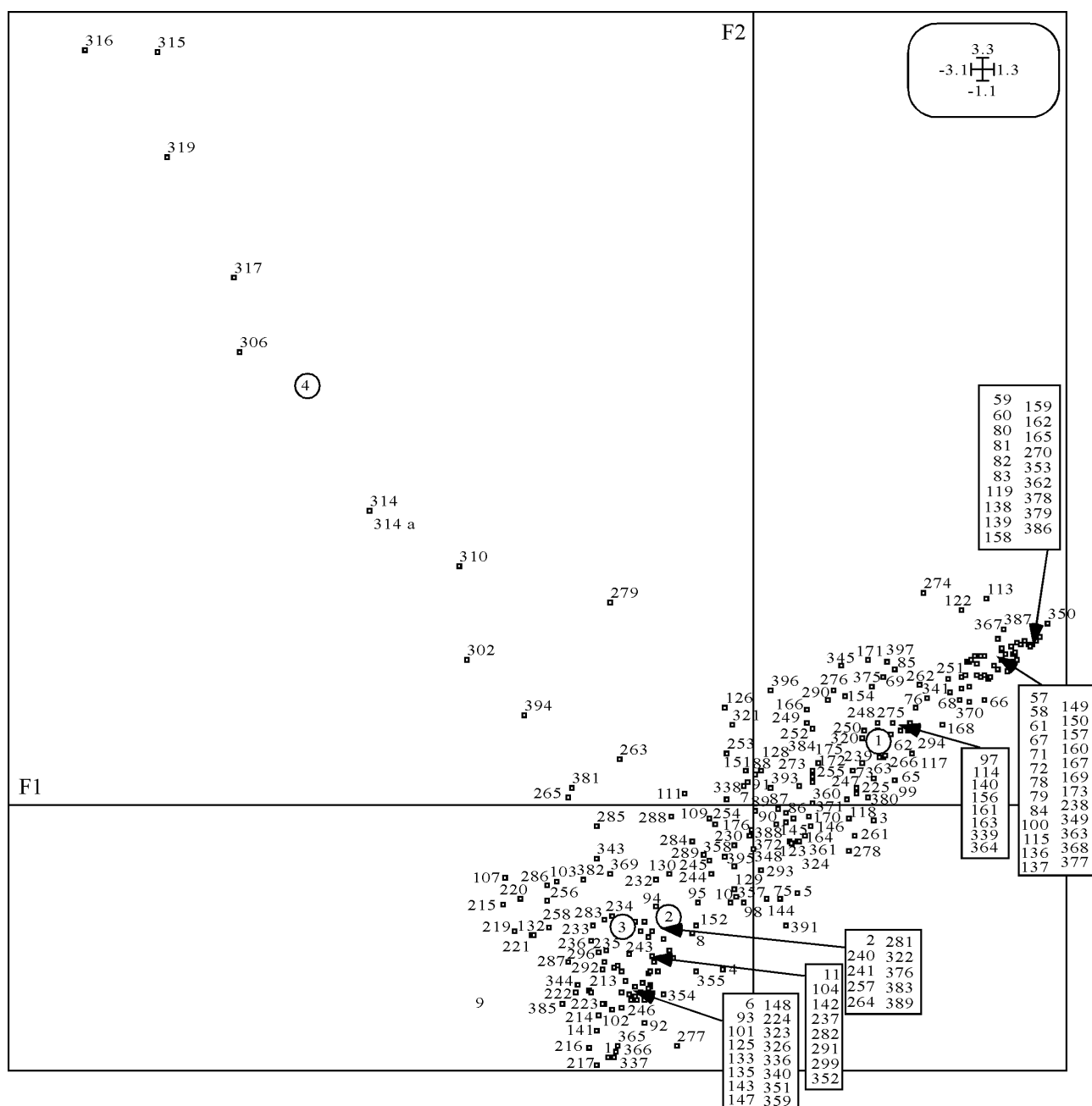
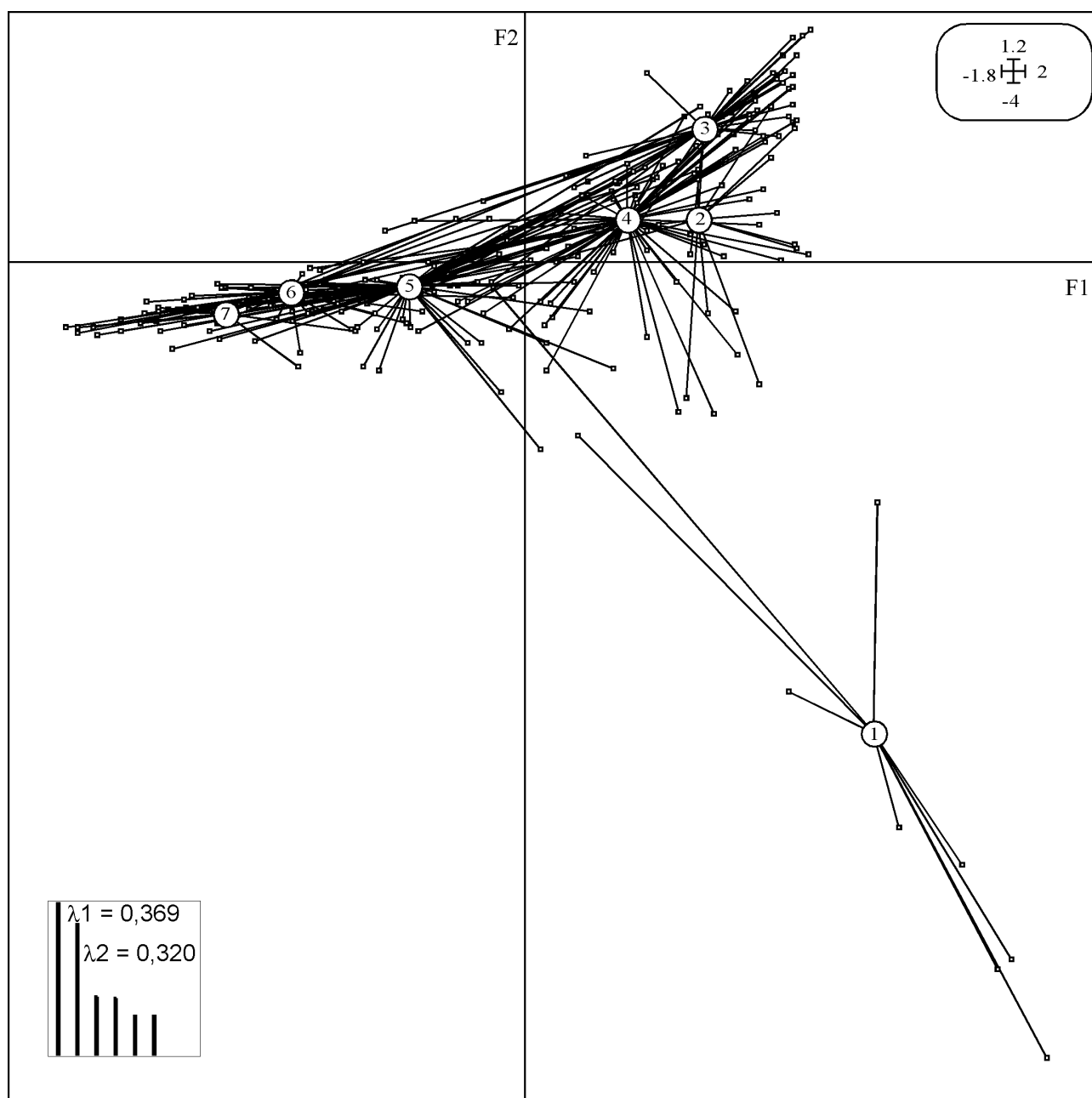


Figure 60-B – Analyse inter-classe du paramètre « éloignement par rapport à un chenal actif » : distribution des relevés phytocéologiques

6.4.2.3 Paramètre « texture visuelle de l'horizon superficiel »

La texture est ici caractérisée de façon visuelle au niveau de l'horizon superficiel du sol, à l'aide de 7 classes (cf. § 5.3.1.1). L'axe F1 (fig. 61-A & 61-B) permet la visualisation du gradient granulométrique, avec les relevés sur les substrats les plus grossiers à gauche (sables fortement enrichis en graviers et galets) et sur les substrats les plus fins à droite (sols globalement argileux essentiellement représentés dans le val). L'interprétation de l'axe F2 est moins évidente ; il exprime une variabilité multiparamétrique. L'auto-écologie des espèces par rapport à la texture peut ainsi être appréciée (fig. 61-C et surtout l'annexe 11-C).



- 1 : argileux, limono-argileux, argilo-limoneux
 2 : limono-sablo-argileux, sablo-limono-argileux, limoneux
 3 : limono-sableux
 4 : sablo-limoneux
 5 : sableux
 6 : sablo-limono-graveleux, sablo-graveleux, gravele-sableux
 7 : gravele-caillouteux, sablo-gravele-caillouteux

Figure 61-A – Analyse inter-classe du paramètre « texture visuelle de l'horizon superficiel » : distribution des relevés phytocéologiques en fonction des barycentres des classes

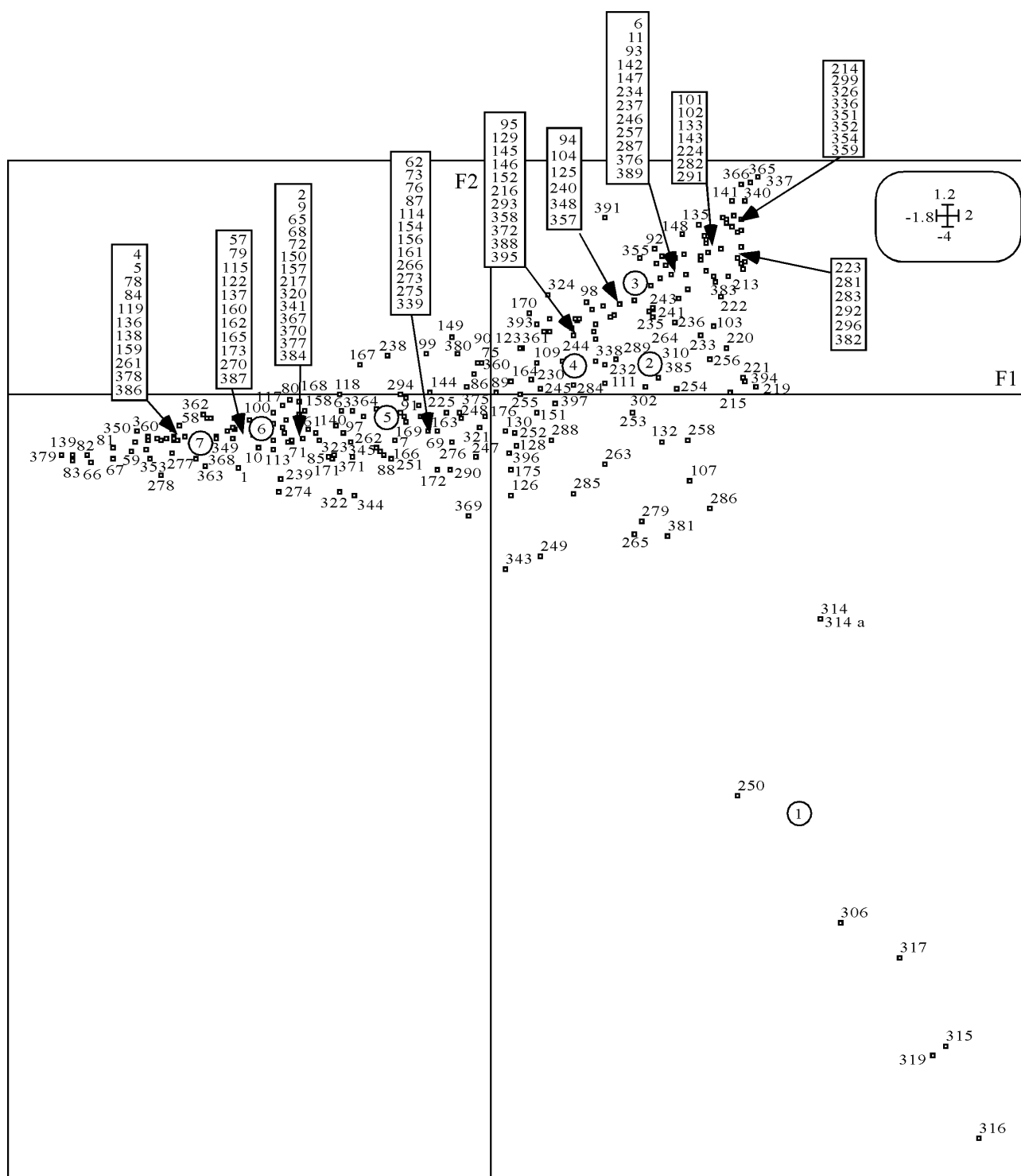


Figure 61-B – Analyse inter-classe du paramètre « texture visuelle de l’horizon superficiel » : distribution des relevés phytocéologiques

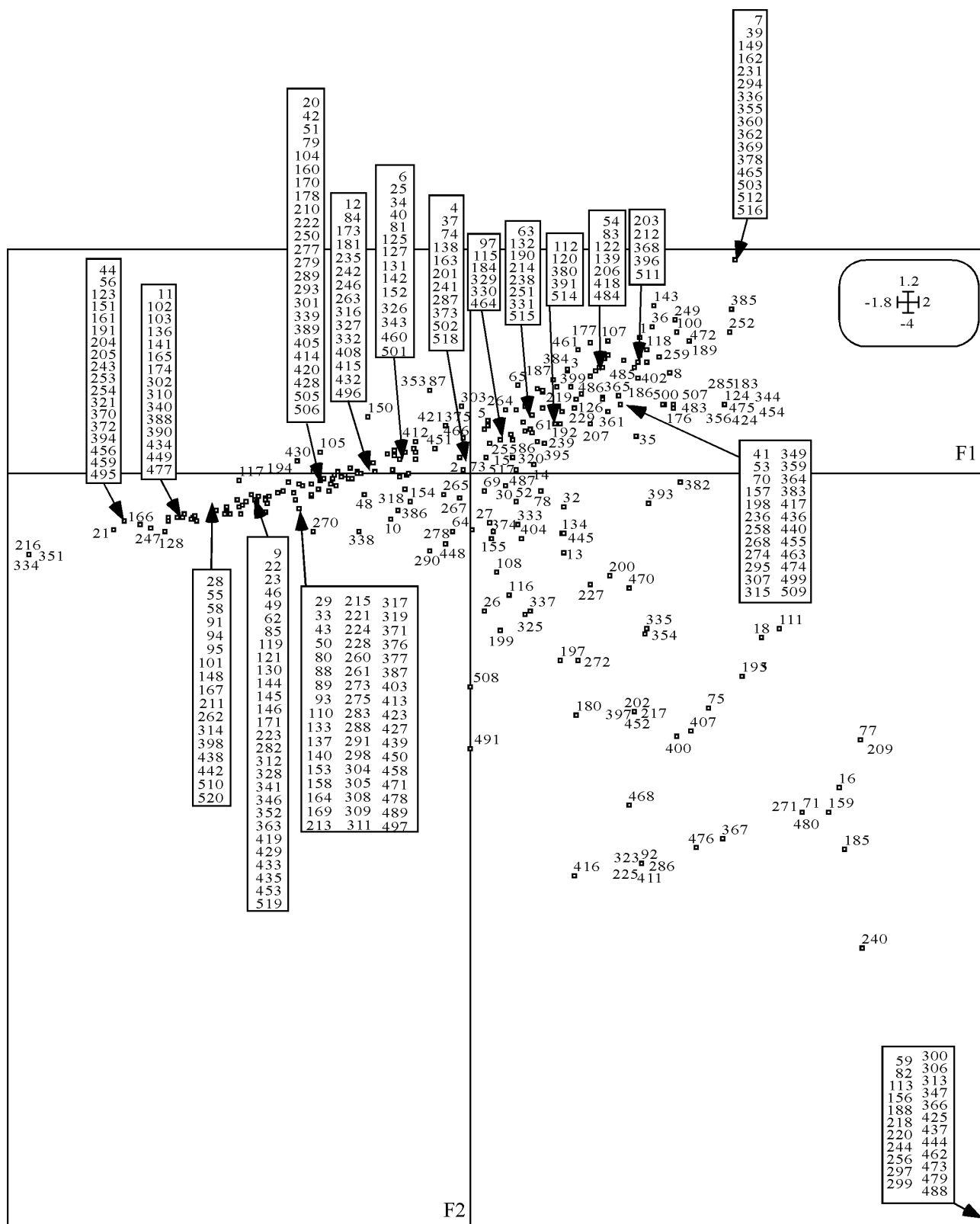


Figure 61-C – Analyse inter-classe du paramètre « texture visuelle de l’horizon superficiel » : distribution des espèces

6.4.3 EXPLOITATION DU MODELE

6.4.3.1 Caractérisation auto-écologique des espèces

Les espèces représentées dans les histogrammes évoqués précédemment (annexes 10-A à 10-C) permettent d'observer leurs fréquences dans chaque classe pour chacun des paramètres étudiés. Il s'agit donc d'une caractérisation auto-écologique vis-à-vis de ces paramètres. Une telle approche, encore très embryonnaire, s'apparente quelque peu au remarquable travail anglais de Grime *et al.*, 1988. Bien entendu, les tendances observées pour les espèces faiblement échantillonnées ne sont pas forcément significatives ; ces dernières ont néanmoins été conservées dans les graphiques, pour les confronter avec d'éventuelles futures observations. De plus, ces graphiques sont à considérer avec la plus grande prudence dans la mesure où ils concernent une large portion de l'hydrosystème et qu'ils sont la résultante d'un échantillonnage orienté.

Si l'on simule une opération de gestion ou un aménagement du fleuve qui aurait des répercussions sur les paramètres étudiés, il est nécessaire de vérifier si les modalités de ces paramètres correspondent toujours aux spectres écologiques des espèces. Si la réponse est négative, la survie des espèces est théoriquement compromise.

6.4.3.2 Exemple d'utilisation dans le cadre de la gestion du lit endigué de la Loire

Le lit endigué de la Loire, et plus particulièrement le lit mineur, fait l'objet d'opérations de restauration et d'entretien de la végétation (cf. § 1.1.1). De telles opérations peuvent conduire à réactiver un bras devenu peu actif ou à rehausser la ligne d'eau à l'étiage. Ces actions ont donc des conséquences directes sur les paramètres « inondabilité » et « éloignement par rapport à un chenal actif » ou indirectes sur la composition granulométrique, elle-même dépendante de l'exposition par rapport à la dynamique fluviale et à la végétation vivace en tant qu'élément physique perturbateur du transit et du dépôt sédimentaire. Le travail de thèse en cours de S. Rodrigues (GEEAC⁷², Université de Tours) pourrait, à cet égard, enrichir l'analyse.

Afin d'illustrer notre propos, on peut prendre un exemple fictif⁷³. Supposons que dans le but de réactiver un bras, on réalise un seuil dans le chenal actif qui relèverait sensiblement la ligne d'eau et permettrait la remise en eau du chenal secondaire ainsi que l'amélioration des écoulements. La figure 62 montre l'état initial et l'état souhaité d'un tel aménagement. La réactivation de ce bras pourrait se traduire par :

- l'augmentation de l'inondabilité des espaces situés à proximité du seuil par relèvement localisé de la ligne d'eau,
- l'augmentation de l'inondabilité des espaces situés dans le chenal réactivé par approfondissement,
- l'augmentation des flux énergétiques dans le bras réactivé,
- l'augmentation de la granulométrie moyenne du substrat dans le bras réactivé.

En conséquence, si l'on s'intéresse à l'évolution des paramètres abiotiques considérés, ils sont susceptibles de changer de modalité (classe). Chaque classe est caractérisée par des communautés végétales et une flore connue lors de l'état initial⁷⁴. Après aménagement, si l'on change de classe,

⁷² Groupe d'Études des Environnements Aquatiques Continentaux

⁷³ mais néanmoins parfaitement plausible si on le compare à des opérations déjà réalisées ou projetées

⁷⁴ Une telle simulation implique en effet la réalisation d'un état initial avant aménagement (modèle local).

l'optimum écologique de ces communautés et espèces n'est plus assuré. *A contrario*, les communautés et les espèces associées aux nouvelles classes peuvent laisser supposer à quel type de végétation on peut s'attendre après l'aménagement. On voit par-là que l'on ne peut pas affirmer quelles seront précisément les communautés et les espèces qui s'installeront après l'aménagement, végétales. Toutefois, on pourra identifier celles dont la disparition est certaine (en dehors de celles détruites directement par l'aménagement⁷⁵) en observant les « spectres écologiques » des espèces.

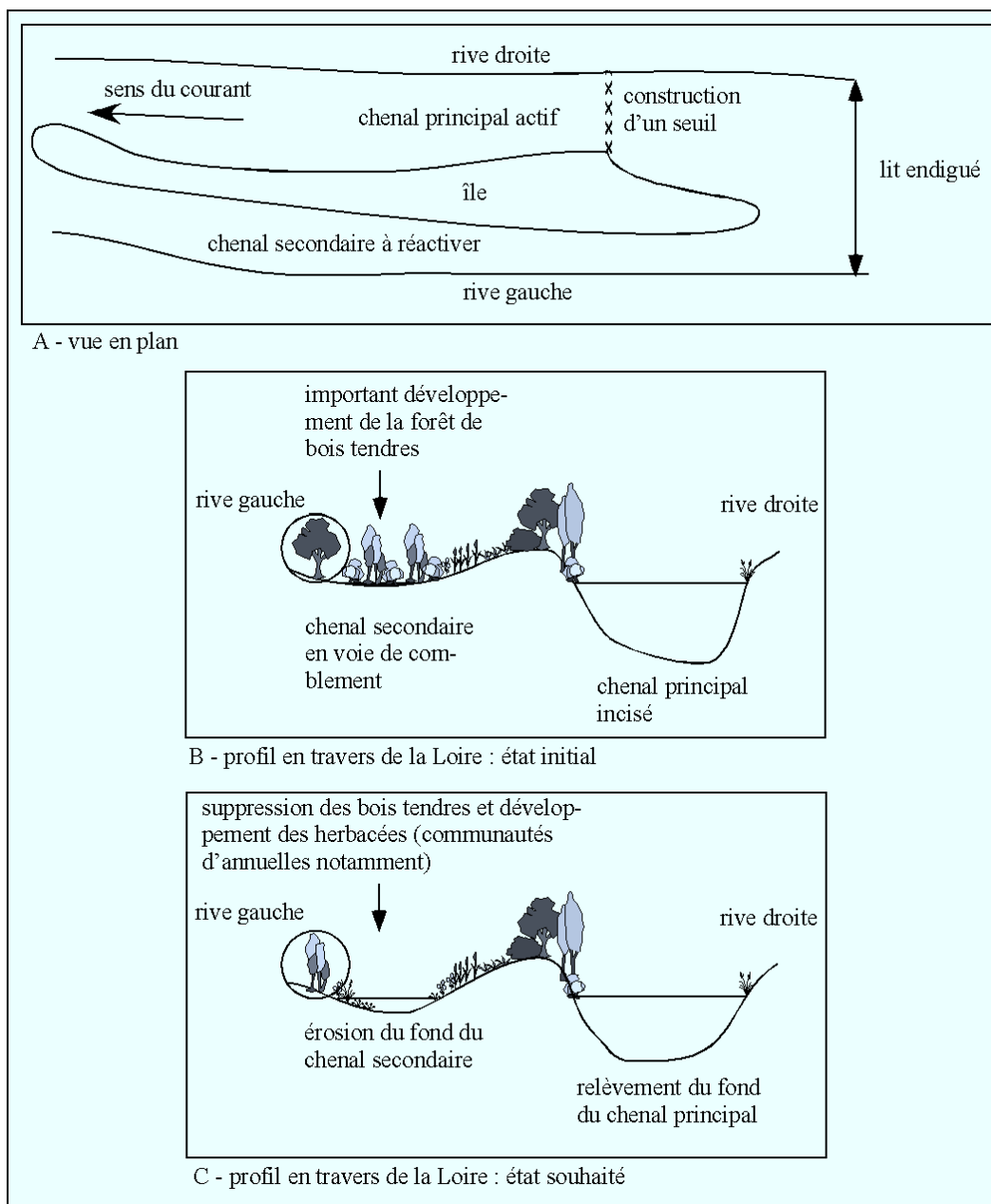


Figure 62 – Exemple fictif d'aménagement en vue de la réactivation d'un chenal secondaire

⁷⁵ A ce titre, signalons que les grèves les plus basses sont caractérisées par des communautés végétales dominées par des plantes annuelles. Ces grèves sont parfois colonisées (pendant la période de végétation) par de jeunes semis de saules (*Salix alba* L. et saules arbustifs) et de peuplier noir (*Populus nigra* L.). La plupart du temps, ces saulaies-peupleraies, situées dans des secteurs dynamiques doivent être considérées comme temporaires car elles seront éliminées à l'occasion des hautes eaux (arrachement et asphyxie). L'entretien de la végétation (en vue de favoriser les écoulements pour limiter les inondations ou pour favoriser le transit des sédiments dans les chenaux secondaires) sur de telles communautés végétales est donc inutile. Par ailleurs, au seul titre de la flore et de la végétation, les grèves recèlent régulièrement plusieurs espèces protégées et au moins trois habitats d'intérêt communautaire.

Si l'on considère une jeune frênaie-ormiaie fictive (cercle sur la figure 62-B), que peut-il advenir d'elle après travaux ? Si à terme, l'approfondissement du chenal secondaire est de l'ordre de 1 m, les paramètres abiotiques pourraient être modifiés tels que présenté dans le tableau 18.

	cote de la ligne d'eau d'étiage	inondabilité		éloignement chenal actif		texture	
		j/an	classe	m	classe	nature	classe
état initial	z_i	5	1 ou 2	50 à 200	2 ou 3	sableuse	5
état après aménagement	$z_p = z_i - 1 \text{ m}$	80	3	50	1	graveleuse	6

Tableau 18 – Exemple fictif de modification des paramètres « inondabilité », « éloignement par rapport à un chenal actif » et « texture » après aménagement

On remarque que des espèces caractéristiques comme *Fraxinus angustifolia* Vahl. ou *Ulmus minor* Miller sont fortement menacées de disparition vis-à-vis de l'inondabilité (annexe 11-A) dans la mesure où statistiquement, ces espèces ne se rencontrent que dans environ 5 % des cas pour une inondabilité comprise entre 30 et 90 j/an. Si l'on considère la texture de l'horizon de surface, les nouvelles conditions ne sont pas favorables non plus, alors que la situation initiale était déjà un peu délicate. En conséquence, si l'on ne considère que ces deux espèces, la frênaie-ormiaie est menacée de disparition à court terme. Les communautés qui pourraient la remplacer sont nombreuses comme les friches herbacées héliophiles, les phalaridaies qui pourraient à leur tours évoluer vers des saulaies buissonnantes ou les premiers éléments d'une saulaie-peupleraie, etc.

6.4.3.3 Utilisation dans le cadre de la gestion globale de l'hydrosystème

Les investigations qui ont été menées dans le cadre de ce travail permettent d'avoir une idée générale de l'organisation de la végétation du cours moyen de la Loire. Toutefois, les relevés phytécologiques et la collecte des données physiques qui ont été réalisés ne sont pas encore en nombre suffisant pour pouvoir caractériser la dynamique de l'ensemble des communautés végétales sous l'influence d'actions de gestion. A l'avenir, il sera donc nécessaire d'accroître l'échantillonnage via, notamment les sites de référence. L'amélioration du modèle général ne devra cependant pas se faire sans l'élaboration de modèles locaux et/ou d'expertises locales compte tenu des particularités propres à chaque site. La dimension temporelle doit également être prise en compte, car la végétation alluviale de la Loire n'a jusqu'à présent, bénéficié que de peu d'études de suivi quantitatif ou semi-quantitatif. Si ce travail était poursuivi, on pourrait en effet disposer d'un outil de gestion approprié, qui ne devrait cependant pas se faire hors d'un contexte scientifique solide et sans confrontation permanente avec les réalités de terrain.

Si l'on considère la gestion patrimoniale de l'hydrosystème, celle-ci tend à se généraliser sur le fleuve (essentiellement le lit endigué) via notamment la réserve naturelle du Val de Loire, les sites Loire-Nature, les sites acquis par les conservatoires régionaux d'espaces naturels et par la mise en place effective des sites Natura 2000. Cette gestion patrimoniale doit concilier les problèmes liés à la lutte contre les inondations et à la sécurité des biens et des personnes avec les notions de « développement durable » et de maintien de la biodiversité. Sur la portion de Loire étudiée, le fleuve recèle :

- une centaine d'espèces végétales protégées⁷⁶, dont une dizaine sont assez fréquentes,
- 10 habitats « génériques » d'intérêt communautaire⁷⁷,
- au moins 23 habitats « déclinés »⁷⁸ d'intérêt communautaire.

⁷⁶ vis-à-vis de la Loi sur la protection de la nature du 10 juillet 1976

⁷⁷ vis-à-vis de la Directive 92/43/CEE du Conseil du 21 mai 1992

Cette incontestable richesse patrimoniale est un sujet de complication pour bien aborder la gestion. Le débat qui consisterait à ne se préoccuper que de la conservation des espèces protégées est biaisé si l'on ne conçoit pas une approche du fonctionnement global de l'hydrosystème, des capacités d'élasticité et de résilience des écosystèmes dans des contextes de régimes de perturbation et de stress importants. Ainsi, il est nécessaire de considérer l'ensemble des composantes de la biodiversité végétale (et animale).

La gestion des écosystèmes de la Loire doit également prendre en compte leur état actuel, souvent dégradé par la mauvaise qualité générale des eaux, les conséquences de l'incision du lit (Bacchi *et al.*, à paraître ; Cornier, 1999), la gestion inadaptée de certaines forêts alluviales (Schnitzler, 1995, 1996).

L'ensemble des concepts scientifiques, la description et la caractérisation des communautés végétales et de leur dynamique spatio-temporelle sous l'influence des paramètres physiques, chimiques, biologiques ou anthropiques qui ont été évoqués dans cette thèse doivent être considérés conjointement dans le cadre de la gestion patrimoniale de l'hydrosystème. En effet, une vision trop cloisonnée ou trop réductionniste peut engendrer des erreurs de gestion. Ainsi, une forte diversité taxonomique relevée sur un espace donné n'est pas forcément synonyme de bon fonctionnement écologique de l'hydrosystème, mais peut résulter d'une transition entre deux états plus stables (Ward *et al.*, 1999). De tels phénomènes ont été observés, par exemple après l'aménagement hydraulique du Haut-Rhône (Pautou *et al.*, 1991, 1992) ou localement sur la Loire après l'incision du lit et l'assèchement d'annexes hydrauliques (Cornier, 1999). Dans un second temps, les écosystèmes qui ne sont plus soumis aux perturbations sont souvent l'objet d'une diminution de la biodiversité, y compris taxonomique.

⁷⁸ Ces appellations « générique » ou « décliné » font référence aux niveaux de détail retenus dans les cahiers d'habitats en cours de publication au niveau français sous l'égide du Ministère de l'Aménagement du Territoire et de l'Environnement et du Muséum National d'Histoire Naturelle.

7 CONCLUSION GENERALE

7.1 SYNTHESE DES RESULTATS

Ce travail cherche à apporter une vision synthétique de la diversité végétale dans plusieurs de ses composantes et à étudier le déterminisme des communautés végétales sur le cours moyen de la Loire. Une telle étude, qui intègre des notions scientifiques modernes de l'écologie des plaines alluviales (comme l'hydrosystème et les concepts qui y sont attachés), manquait jusqu'à présent sur la Loire, alors qu'une grande partie de la communauté scientifique reconnaissait que ce fleuve avait conservé de grandes potentialités biologiques. Cette thèse, avec celles consacrées à la macrofaune benthique (Bacchi, 2000 ; Garcia, 2000) permettent de vérifier ces présomptions.

Une des originalités de ce travail repose sur la caractérisation écologique de la végétation alluviale sur une large portion du fleuve (près de 500 km), ce qui a permis d'aborder à la fois la variabilité phytogéographique de la distribution des espèces et de leurs assemblages au niveau des communautés. Cette vision longitudinale permet ensuite de mieux appréhender une généralisation à l'ensemble du cours, des connaissances acquises sur l'organisation et la dynamique de la végétation. En effet, les sites d'étude possèdent des caractéristiques propres, mais ils apportent chacun leur contribution à l'explication des différents phénomènes globaux.

L'approche phytoécologique (en particulier du point de vue méthodologique) développée ici est essentiellement synchronique. Elle correspond à une analyse globale de la dynamique de la végétation. Toutefois, l'approche diachronique, même si elle n'a pas été étudiée de façon quantitative, est traitée dans cette thèse, puisque d'une part, la multiplication des observations a permis d'observer les communautés végétales à divers stades évolutifs. D'autre part, la dynamique géomorphologique, l'occupation des sols et les actions anthropiques ont été replacées dans leurs évolutions historiques respectives. Ces approches ont permis :

- de réaliser un « état des lieux » en identifiant les principaux groupements végétaux impliqués dans cette dynamique,
- d'expliquer l'hétérogénéité spatiale de la végétation,
- de mettre en évidence les paramètres biologiques qui interviennent dans la distribution spatiale des espèces et des communautés, ainsi que leur évolution dans le temps,
- de quantifier et de hiérarchiser les facteurs abiotiques qui structurent la dynamique spatiale de la végétation,
- de vérifier la validité de la méthode architecturale dans la compréhension des successions des forêts alluviales ligériennes.

Une typologie écologique des communautés végétales est proposée. Elle permet la reconnaissance de 51 types principaux qui peuvent être attribués facilement à des écosystèmes de la plaine alluviale. On présente également une typologie synsystémique qui permet de distinguer plus de 210 syntaxons élémentaires (associations ou assimilées). Ces deux typologies sont commentées : caractéristiques stationnelles et dynamiques, espèces caractéristiques ou discriminantes.

Ce travail descriptif et analytique est ensuite complété par des schémas de synthèse qui permettent d'aborder la dynamique spatio-temporelle des principales communautés végétales en fonction des différents compartiments de hydrosystème.

La mise en évidence de la biodiversité végétale du fleuve a permis de souligner sa relative intégrité physique et son caractère dynamique par rapport à la majorité des autres fleuves d'Europe occidentale, c'est-à-dire, le maintien, même modeste en Loire moyenne, d'un certain espace de divagation latérale, des débits peu régulés et une assez faible artificialisation des berges. L'approche taxonomique (plus de 1340 plantes vasculaires recensées sur une portion de la Loire un peu plus grande que celle du territoire couvert par cette étude) et l'approche phytogéographique montrent que cet hydrosystème représente un carrefour de diverses influences climatiques. Celles-ci sont en quelque sorte exaltées par la multitude de conditions micro-climatiques générées par la grande diversité des substrats, des structures géomorphologiques et la grande variabilité des conditions hydrologiques. De telles conditions permettent une bonne expression des régimes de stress hydrique (par excès ou par carence) ou de perturbation qui sont eux-mêmes générateurs de biodiversité par la sélection d'un grand nombre de stratégies, formes biologiques et types écologiques.

A contrario, on signale deux principales conséquences des actions anthropiques qui sont susceptibles de provoquer une diminution durable de la biodiversité. Il s'agit d'abord, de la qualité des eaux, plutôt médiocre en Loire moyenne, qui induit une eutrophisation générale des écosystèmes et provoque directement la régression ou la disparition des espèces oligotrophes à méso-eutrophes comme *Lindernia palustris* F.X. Hartmann, *Limosella aquatica* L., *Pycnus flavescens* (L.) Reichenb., *Marsilea quadrifolia* L., *Ludwigia palustris* (L.) Elliott, les *Characeae*, etc. Il s'agit ensuite, de l'incision du chenal principal qui se traduit par un abaissement concomitant des lignes d'eau et du toit des nappes alluviales, par :

- l'assèchement progressif des annexes hydrauliques,
- un développement accru des phases pionnières de la forêt alluviale dans les bras secondaires en voie de comblement où les plantes sont soumises à des perturbations de moins en moins fortes,
- une certaine banalisation des forêts de bois durs (déjà d'extension limitée) par l'émergence d'espèces collinéennes et/ou allochtones ou au contraire, la souffrance de certaines espèces alluviales (*Quercus robur* L.) parfois pénalisées vis-à-vis du stress hydrique.

Si la Loire semble être un des fleuves d'Europe occidentale qui accueille la plus grande diversité taxonomique et écosystémique, on constate que les écosystèmes forestiers (surtout de bois durs) sont beaucoup moins riches (au moins en espèces ligneuses) que les forêts rhénanes, voire même les forêts du Haut-Rhône. De plus, elles sont de taille souvent très modeste et sont fortement fragmentées.

Les analyses statistiques réalisées couplant les données floristiques et stationnelles ont démontré de manière objective, que les paramètres tels que l'inondabilité, la composition granulométrique du substrat et l'éloignement par rapport aux chenaux actifs étaient bien les principaux facteurs abiotiques structurants la distribution spatiale des communautés dans la plaine alluviale de la Loire. La pertinence des paramètres abiotiques étudiés et retenus dans ce travail est confirmée par les analyses de co-inertie. Les analyses inter-classe mettent en avant la multiplicité des paramètres qui interviennent dans la discrimination des communautés végétales, d'origine physico-chimique et biologique, mais également d'ordre anthropique, difficiles à quantifier.

L'évaluation qualitative de la variabilité spatiale de la qualité des eaux en relation avec la végétation et les différents sous-systèmes aquatiques permet de proposer quelques hypothèses d'interprétation. On constate une grande variabilité temporelle et surtout spatiale des caractéristiques physico-chimiques des eaux, y compris dans le lit endigué de la Loire. Cette variabilité souligne une grande diversité dans le fonctionnement des annexes hydrauliques. Elle montre également que la qualité des eaux du chenal principal reflète très mal la qualité globale à l'échelle de l'hydrosystème. On met aussi en évidence la complexité des échanges qui se produisent entre les eaux de surface et les eaux de nappe. On constate la présence d'un double gradient de la qualité des eaux : l'un longitudinal amont/aval lié à la pente du cours d'eau et l'autre transversal, lié à la topographie du toit de la nappe alluviale. Les analyses semblent montrer que le complexe bactéries-plantes supérieures du lit endigué de la Loire contribue de manière significative à l'abatement des nitrates, malgré les difficultés liées à un substrat bien aéré et aux lignes d'eau très fluctuantes qui limitent les phénomènes d'anoxie favorables à la réduction des nitrates. On montre par ailleurs l'importance des annexes hydrauliques, des vals inondables et des végétations spontanées associées, dans leur contribution à la rétention (et peut-être au recyclage) des nutriments et des matières en suspension.

Les boires et autres annexes hydrauliques de la Loire représentent des écosystèmes très importants pour l'ensemble de l'hydrosystème dans la mesure où elles abritent une flore et une faune particulières. Le déséquilibre géomorphologique et sédimentaire (incision) est à l'origine de la déconnexion ou de l'isolement de certaines boires, ce qui constitue un inconvénient dans la perte de connectivité transversale de l'hydrosystème, en particulier vis-à-vis de l'accès de certaines espèces de poissons à leur zone de frayère. Cependant, ce phénomène d'isolement des boires (rarement alimentées par les eaux de surface) permet de conserver des eaux mésotrophes, à l'abri des flux excessifs de nutriments qui transitent dans le lit vif. Cela se traduit par la conservation de quelques « noyaux » d'espèces devenues très rares sur le fleuve, tant chez les invertébrés benthiques (Bacchi, 2000) que chez les végétaux cryptogamiques (*Characeae*) ou les rhizophytes (cas typique de *Ludwigia palustris* (L.) Elliott, entre autres). Par conséquent, tant que la qualité globale des eaux de la Loire ne se sera pas considérablement améliorée, toute restauration écologique de boire doit s'accompagner d'une évaluation de sa qualité de l'eau, de sa faune et de sa flore, dans la mesure où une reconnexion hydraulique entraînerait un enrichissement, fatal aux espèces oligotrophes à mésotrophes.

On a pu vérifier la validité et l'intérêt de la méthode architecturale dans l'analyse des successions dans les forêts alluviales ligériennes. Le profil réalisé dans la forêt de bois tendres (Bréhémont) souligne la grande importance des perturbations liées aux inondations à fortes énergies dans la caractérisation des éco-unités. Si les conditions topographiques et hydrologiques restent à peu près constantes, les éco-unités de bois tendres ne connaissent que des phases d'innovation et d'aggradation, alors que la phase de sénescence est rare dans la mesure où les arbres subissent de plein fouet les perturbations. On montre que dès les stades initiaux de cette forêt, certains processus autogéniques, en particulier la compétition, intervient de façon extrêmement forte, d'abord entre les ligneux eux-mêmes (*Populus nigra* L.), puis, plus tard, par l'intervention d'espèces herbacées compétitrices (*Urtica dioica* L., *Phalaris arundinacea* L., *Agrostis stolonifera* L., *Aster lanceolatus* Willd.) qui bloquent momentanément le développement des espèces de bois tendres ou de bois durs.

L'étude de l'architecture des différentes éco-unités du profil réalisé dans la forêt de bois durs (Bec d'Allier) permet de proposer des hypothèses intéressantes sur l'histoire passée de la forêt (pâturage initial, coupes ultérieures de bois de chauffage). Elle permet aussi d'évaluer les conséquences probables de l'incision du lit par l'observation de phases de sénescences précoces chez *Quercus robur* L..

L'ensemble des données acquises dans le cadre de ce travail permet de proposer l'esquisse d'un modèle prédictif de l'évolution de la végétation alluviale de la Loire sous l'influence de choix de gestion de l'hydrosystème. Bien qu'il ne prenne en compte qu'un nombre limité de paramètres, ce modèle se veut être un outil d'aide à l'expertise écologique ; il ne peut être dissocié des connaissances acquises par ailleurs sur les plans physico-chimiques, biologiques, phytosociologiques, écologiques, voire même de nature empirique. La mise en place d'un tel outil doit respecter un certain nombre de règles qui sont rappelées. De plus, la variabilité longitudinale implique la réalisation de modèles locaux qui pourraient être basés sur les sites de référence (DIREN Centre, Service de Bassin Loire-Bretagne). Les analyses statistiques montrent également que la prise en compte précise de certaines données abiotiques (par exemple, le pourcentage exact de sables, la valeur précise de pH, etc.) n'apporte pas une information décisive dans l'explication de la distribution des communautés végétales à l'échelle de l'hydrosystème. Par conséquent, il s'avère qu'une approche semi-quantitative soit préférable à condition d'effectuer un nombre suffisant de relevés phytoécologiques.

7.2 PERSPECTIVES

Ce travail permet de montrer à quel point l'étude du fonctionnement des hydrosystèmes fluviaux dynamiques est complexe et permet de cerner l'étendue des connaissances qui restent à acquérir. Ainsi, de nombreuses voies de recherches se font jour.

Sur le plan phytosociologique, certaines alliances, voire certaines classes sont encore mal identifiées ou circonscrites. C'est regrettable car certains syntaxons correspondent soit à des unités paysagères particulièrement visibles et abondantes en Loire moyenne (cas des prairies à *Elytrigia* sp. plur.), soit à des espaces hautement spécifiques (y compris à l'échelle européenne) et qui renferment un grand nombre d'espèces rares ou patrimoniales (cas des pelouses xérophiles). Toutefois, pour ces dernières, une étude est en cours de finalisation (J.-E. Loiseau & J.-C. Felzines).

Les grèves d'étiage de la Loire moyenne recèlent couramment trois habitats d'intérêt communautaire (appartenant au *Bition tripartitae*, au *Chenopodion rubri* et au *Nanocyperion flavescentis*) et leur caractérisation nécessite des études complémentaires dans le cadre de la mise en place des sites Natura 2000 (l'ensemble du lit endigué de la Loire moyenne est concerné, ainsi que l'amont du Bec d'Allier, de façon discontinue). Nous avons signalé à leur sujet (notamment le *Chenopodion rubri* que nous avons plus particulièrement étudié) que leur dynamique saisonnière et inter-annuelle était sujette à de très nombreux facteurs de variabilité. Même si l'on peut définir des associations végétales, il n'en demeure pas moins vrai que l'on ignore encore beaucoup de choses quant à leur déterminisme vis-à-vis des conditions fines de l'hydrologie, des conditions microclimatiques et de richesse en nutriments du substrat. Une étude diachronique fine (mise en place de quadrats permanents ou méthodes similaires) est également nécessaire pour évaluer les conséquences de la qualité des eaux sur la raréfaction, voire la disparition de certains taxons de grande valeur patrimoniale comme *Lindernia palustris* F.X. Hartmann, *Limosella aquatica* L., *Pycnus flavescentis* (L.) Reichenb., ou encore l'impact réel sur ces communautés du soutien d'étiage, ou la vidange insuffisamment progressive du barrage de Villerest en fin d'été.

La Loire recèle un grand nombre d'espèces allochtones (environ 300) dont certaines contribuent de manière forte aux paysages ligériens actuels. Il apparaît nécessaire de faire une synthèse générale de leur distribution sur le fleuve et les principaux affluents et d'étudier leur déterminisme dans le cadre ligérien à l'image des travaux menés par Planty-Tabacchi (1993) sur l'Adour. Par ailleurs, il est souhaitable de caractériser l'impact généré par la prolifération de ces taxons sur la biodiversité. En particulier lorsqu'il s'agit de plantes aquatiques, des études sont

nécessaires pour évaluer les conséquences sur le compartiment floristique ou faunistique (poissons, invertébrés aquatiques). Des recherches semblent s'engager dans ce sens concernant *Ludwigia peploides* (Kunth) P.H. Raven et *L. grandiflora* (Michaux) Greuter & Burdet.

L'approche architecturale abordée dans cette thèse a porté sur deux forêts alluviales ligériennes, ce qui est très insuffisant pour avoir une idée complète de la variété des éco-unités de bois tendres ou de bois durs, les différentes trajectoires successioneuses prises par ces éco-unités et leurs imbrications au sein des éco-mosaïques. Par ailleurs, cette méthode permettra probablement de mieux évaluer les atteintes anthropiques aux forêts alluviales (modes de gestion, impacts globaux à l'échelle de l'hydrosystème). Il est donc nécessaire de poursuivre la réalisation de profils architecturaux, notamment sur les sites de référence.

Afin de quantifier de manière tangible la dynamique de la végétation et des successions dans le temps, il sera utile de mettre en place, sur des placettes précisément repérées, des suivis de la végétation sur une longue durée, selon des périodicités à définir. Ces suivis pourraient se faire sur des sites de référence et concomitamment avec les profils architecturaux.

Le modèle prédictif présenté ne constitue qu'une ébauche. Il devra être amendé par des relevés et transects phytocéologiques auxquels on pourra rapporter un maximum de paramètres environnementaux. On devrait ainsi peu à peu constituer un modèle statistique de référence de la végétation ligérienne.

La Loire est un hydrosystème globalement eutrophe, voire « hypertrophe ». Malgré les efforts entrepris depuis plus de trente ans, la qualité des eaux de la Loire moyenne et aval reste médiocre à mauvaise, compte tenu notamment de l'insuffisance des systèmes d'épuration. Toutefois, on constate depuis quelques années, un certain progrès avec l'amélioration progressive du rendement des stations d'épuration des grandes villes du bassin, ainsi que la mise en place de stations dans les communes de taille plus modeste. Ces efforts vont se poursuivre dans les années qui viennent, ce qui devrait se traduire par une amélioration notable de la qualité des eaux, à l'image de ce que l'on commence à observer sur la basse Vienne. Par ailleurs, le problème de la pollution diffuse d'origine agricole devra être résolu. Les programmes de fertilisation raisonnée commencent à porter leurs fruits, mais la tâche reste encore difficile, compte tenu, notamment, des orientations générales de la politique agricole récente et de l'inertie du système (transit des nutriments et des toxiques dans les sols, sous-sols, nappes, stockages, relargages, etc.).

Il a été mis en évidence, à l'image d'un grand nombre de fleuves et de cours d'eau, que l'hydrosystème ligérien semblait posséder certaines fonctions « d'oligotrophisation » et de rétention. L'hydrosystème et sa végétation ne doivent pas être assimilés à un palliatif pour lutter contre la pollution. Cependant, il est maintenant nécessaire d'effectuer des études quantitatives fines afin d'évaluer les capacités réelles de l'hydrosystème vis-à-vis des cycles biogéochimiques et de leur contribution dans le sens de l'amélioration de la qualité. De telles études permettraient probablement de montrer l'importance d'une bonne gestion de la végétation dans la plaine alluviale, et de la restauration des zones humides connexes.

D'une manière générale, ce travail a permis de constater la grande fragmentation des espaces alluviaux et les modifications profondes auxquelles ont été soumis les écosystèmes originels (essentiellement les forêts naturelles). La conservation des forêts et leur renaturation est pourtant

essentielle compte tenu de leurs nombreuses fonctions écologiques dans le paysage alluvial : maintien de la biodiversité à tous les niveaux d'approche (y compris dans les autres règnes), contribution à l'épuration des eaux, maîtrise plus facile des plantes allochtones invasives, etc. En plus de leurs fonctions écologiques, de telles forêts pourraient revêtir un intérêt économique dans la mesure où leur gestion serait appropriée : arrêt des plantations (cultivars de peupliers notamment), maintien des espèces autochtones, sylviculture extensive, respect des processus sylvigénétiques.

Jusqu'à présent, les actions de conservation ou de restauration écologiques se sont surtout concentrées sur le lit endigué de la Loire moyenne (en grande partie dans le Domaine Public Fluvial), notamment pour des raisons de maîtrise foncière. Les zonages des sites Natura 2000 ou de la réserve naturelle Val de Loire sont également limités au lit endigué. Mais les espaces alluviaux à l'extérieur des levées peuvent être encore intéressants ou pourraient le redevenir. Sans limiter les capacités d'écoulement du fleuve et en assurant la sécurité des biens et des personnes, il est peut-être envisageable de créer de vastes réserves naturelles sur l'ensemble de la largeur de la plaine alluviale. Ces réserves pourraient permettre d'envisager des opérations de gestion écologique, de conservation et de suivi de la biodiversité sur le long terme ; elles devraient être de dimensions suffisantes afin que les différents écosystèmes puissent atteindre une taille suffisante pour ne pas être trop touchés par les phénomènes de fragmentation. De telles réserves existent sur le Danube, notamment en Autriche (en autres, le Parc National Donauauen) de ou en Roumanie et qui totalisent plusieurs dizaines de milliers d'hectares. Sur la Loire, la mise en place de réserves naturelles aurait également des vertus paysagères, pédagogiques ou scientifiques à la fois pour la recherche fondamentale et pour la recherche appliquée (génie écologique notamment). A l'heure actuelle, deux zones pourraient retenir l'attention : le secteur compris entre les confluences du Cher et de l'Indre et la confluence avec la Vienne (bocage du Véron) qui recèlent par ailleurs des intérêts faunistiques majeurs.

8 BIBLIOGRAPHIE

Cette bibliographie reprend les références citées dans le texte et quelques-unes issues des annexes. En revanche, les références relatives à la désignation des syntaxons phytosociologiques ne sont pas reprises ici.

Agence de l'Eau Loire-Bretagne, 1995 – Caractéristiques hydrologiques du bassin Loire-Bretagne. Orléans, 4 fascicules.

Alcaydé G. Brossé R., Lorentz C. & Rasplus L., 1990 – Val de Loire, Guides géologiques régionaux. 2^{ème} édition, Masson & Co., Paris, 252 p.

Alcaydé G., 1996 – Définition des périmètres de protection du captage d'alimentation en eau potable du lieu-dit Île de la Grange et incidence de l'exploitation sur la ressource. Département d'Indre-et-Loire, 9 p.

Amoros C. & Bornette G., 1999 – Antagonistic and cumulative effects of connectivity : a predictive model based on aquatic vegetation in riverine wetlands. *Large Rivers* Vol. 11, No. 3, *Archiv. Hydrobiol. Suppl.* 115/3 : 311-327.

Amoros C. & Petts G.E. (sous la direction de), 1993 – Hydrosystèmes fluviaux. Ed. Masson, Collection écologie, 300 p.

Amoros C., Richardot-Coulet M. & Pautou G., 1987 – Les « ensembles fonctionnels » : des entités écologiques qui traduisent l'évolution de l'hydrosystème en intégrant la géomorphologie et l'anthropisation (exemple du Haut-Rhône français). *Revue de Géographie de Lyon*, 1 : 50-62.

Andrieu S., 1995 – Bilan écologique de la courbe de Guilly et de la courbe des Mahyses (Loiret). Propositions de restauration et de gestion des rios. DDE du Loiret, Mém. de stage IMACOF, 108 p. + annexes.

Aquascop & Sogreah Ingénierie, 1996 – Étude géomorphologique de la Loire dans le département de la Loire. Caractéristiques et dynamique des milieux naturels. Volet 3. Agence de l'Eau Loire-Bretagne, Département de la Loire, Ministère de l'Environnement, UNICEM, 86 p. + fiches + annexes.

Armand F. & Ducerf G., 1993 – Étude et cartographie des groupements végétaux de la Loire de Saint Hilaire-Fontaine à Nevers. Promonature, Briant.

Armand F. & Ducerf G., 1994 – Cartographie des groupements végétaux de la Loire nivernaise de Nevers à Cosne/Loire et de l'Allier nivernais. Promonature, Briant.

Arnold C., 1999 – Écologie de la vigne sauvage *Vitis vinifera* ssp. *sylvestris* (Gmelin) Hegi dans les forêts alluviales et colluviales d'Europe. Thèse, Univ. Neuchâtel, Suisse.

Babonaux Y., 1970 – Le lit de la Loire : étude d'hydrodynamique fluviale. B.N. Paris, Comité des travaux historiques et scientifiques, 252 p.

Bacchi M., 2000 – Structure et dynamique des peuplements macrobenthiques en Loire. Impacts des facteurs hydrologiques et sédimentaires. Thèse de Doctorat de l'Université de Tours, 251 p. + annexes.

Bacchi M., Cornier T., Berton J.-P. & Dieu N., à paraître – Caractérisation écologique de l'hydrosystème Loire. Impacts des actions anthropiques sur le fonctionnement de l'hydrosystème

- Loire moyenne. Actes du Colloque international « Hydrosystèmes, paysages, territoires » organisé par L'Université des sciences et Techniques de Lille, les 6-8 septembre 2001.
- Baize D. & Girard M.-C. (sous la direction de), 1995 – Référentiel pédologique. INRA éditions, Paris, 332 p.
- Baize D. & Jabiol B., 1995 – Guide pour la description des sols. INRA Éditions, Coll. Techniques et pratiques, Paris, 375 p.
- Barbier D. & Visset L., 2000 – La vallée de l'Erve en Mayenne (massif Armoricaire, France) a-t-elle joué le rôle de station de refuge au cours du dernier épisode glaciaire (Weichsélien) ? *C. R. Acad. Sci. Paris, Sciences de la vie* **323** : 469-476.
- Bardat J., Bioret F., Botineau M., Bouillet V., Delpech R., Géhu J.-M., Haury J., Lacoste A., Rameau J.-C., Royer J.-M., Roux G., Touffet J., 2000 – Prodrôme des végétations de France. Version provisoire 00-3, 14 novembre 2000, 71 p.
- Barrat-Segretain M. H. & Amoros C., 1996 – Recovery of riverine vegetation after experimental disturbance: a field test of the patch dynamics concept. *Hydrobiologia*, **321** : 53-68.
- Barrat-Segretain M. H., 1996 – Strategies of reproduction, dispersion and competition in river plants : a review. *Vegetatio*, **123**: 13-37.
- Barrat-Segretain M.-H., Bornette G. & Hering-Vilas-Bôas A., 1998 – Comparative abilities of vegetative regeneration among plants growing in disturbed habitats. *Aquatic botany* **60** : 201-211.
- Barreau F., 1996-A – Étude de la dynamique de la végétation du lit majeur de la Loire d'Ancenis (44) à Montsoreau (49). Équipe Pluridisciplinaire Plan Loire Grandeur Nature, Orléans & Conservatoire Régional des Rives de la Loire et de ses affluents, Nantes, 53 p.
- Barreau F., 1996-B – Étude de la végétation du lit majeur endigué de la Loire de Nantes à Ancenis. Caractéristiques, dynamique et intérêt patrimonial. Équipe Pluridisciplinaire Plan Loire Grandeur Nature Orléans, Conservatoire Régional des Rives de la Loire et de ses affluents, Nantes, 64 p.
- Beaujeu-Garnier J., 1972 – Le relief de la France. Société d'éditions d'enseignements supérieurs, 38 p.
- Beekman F., 1984 – La dynamique d'une forêt alluviale rhénane et le rôle des lianes. Colloques phytosociologiques IX « La végétation des forêts alluviales, Strasbourg 1980 », Rédacteur Pr. J.-M. Géhu, Éd. J. Cramer, p. 475 –502.
- Belleudy P., 2000 – Restoring flow capacity in the Loire River bed. *Hydrological Processes* **14** : 2331-2344.
- Bertaina P., 1995 – La dynamique fluviale de la Loire et de l'Allier dans le secteur du Bec d'Allier. Stage ENGEE, Loire-Nature.
- Berthois L., 1972 – Les transports sédimentaires et l'érosion dans le bassin de la Loire. *Études Ligériennes*, **11** : 50-69.
- Berton J.-P. & Cornier T., à paraître – L'impact visuel des composantes de la biodiversité sur les paysages ligériens. Actes du Colloque « Les paysages ligériens », organisé par les Études Ligériennes et Espaces pour demain, Tours, 29-30-31 mars. *Études Ligériennes, Nouvelle Série*.
- Billy F., 1988 – La végétation de la Basse Auvergne », *Bull. Soc. Bot. du Centre-Ouest*, n° spécial **9** : 275-378.
- Billy F., 2000 – Prairies et pâturages en Basse-Auvergne. *Bull. Soc. Bot. du Centre-Ouest*, n° spécial **20** : 1-258.
- Blandin P. & Lamotte M., 1988 – Recherche d'une identité écologique correspondant à l'étude des paysages : la notion d'écocomplexe. *Bull. Ecol.* **19** (4) : 547-555

- Bodin C., 1995 – Évaluation du patrimoine végétal et définition d'objectifs de gestion pour un site de la Loire à Herry (18). *Nature* 18, Loire Nature, 48 p. + annexes.
- Bomer B., 1972 – Les îles de la Loire, évolution ou stabilité ? *Études Ligériennes* **11** : 70-80.
- Boreau A., 1857 – Flore du Centre de la France et du bassin de la Loire ou description des plantes qui croissent spontanément, ou qui sont cultivées en grand dans les départements arrosés par la Loire et par ses affluents, avec l'analyse des genres et des espèces. Librairie Encyclopédique de Roret, 3^{ème} édition, Paris, 2 tomes de 356 et 772 p.
- Bornette G., Amoros C. Castella C. & Beffy J.-L., 1994 – Succession and fluctuation in the aquatic vegetation of two former Rhône River channels. *Vegetatio*, **110** : 171-184.
- Bornette G., Amoros C., & Rostan J.-C., 1996 – River incision and decennial vegetation dynamics in cut-off channels. *Aquatic Sciences*, 58 (1) : 31-51.
- Bornette G., Amoros C., Piégay H., Tachet J. & Hein T., 1998 – Ecological complexity of wetlands within a river landscape. *Biological Conservation*. **85** : 35-45.
- Botté F., 1995 – Inventaire ordonné des espèces végétales du lit endigué de la Loire touchées par les travaux du Plan Loire Grandeur Nature. Société Botanique Ligérienne, Tours.
- Bournérias M., 1984 – Guide des groupements végétaux de région parisienne. Sedes, Masson, 3^{ème} édition, Paris, 483 p.
- Braque R. & Loiseau J.-E., 1984 – Forêts alluviales intéressantes du cours moyen méridien de la Loire et de l'Allier. Colloques phytosociologiques IX « La végétation des forêts alluviales, Strasbourg 1980 », Rédacteur Pr. J.-M. Géhu, Éd. J. Cramer, p. 601-606.
- Braque R., 1997 – Présentation générale du Nivernais-Berry. *J. Bot. Soc. bot. Fr.* **2** : 5-26.
- Braque R., Deschatres R. & Loiseau J.-E., 1971 – Les landes à Armoise du lit majeur dans les vallées de la Loire moyenne, de l'Allier et du Cher. Bulletin de l'Association des Géographes, n° **393/394** : 1-16.
- Braun-Blanquet J., Roussine N. & Nègre R., 1952 – Les groupements végétaux de la région méditerranéenne. CNRS, Montpellier, 297 p.
- Bravard J.-P. Landon N., Peiry J.-L. & Piégay H., 1999 – Principles of engineering geomorphology for managing channel erosion and bedload transport, examples from French rivers. *Geomorphology* **31** : 291-311.
- Bravard J.-P., Amoros C., Pautou G., Bornette G., Bournaud M., Creuzé des Châtelliers M., Gibert J., Peiry J.-L., Perrin F., & Tachet H., 1997 – Stream incision in South-east France : morphological phenomena and ecological effects. *Regulated Rivers* **13** : 75-90.
- Bravard J.P., 1998 – Le temps et l'espace dans les systèmes fluviaux, deux dimensions spécifiques de l'approche géomorphologique. *Ann. Géo.*, **599** : 3-15.
- Brunet R.-C. & Astin K. B., 2000 – Rôle d'une zone inondable, filtre sélectif pour quelques éléments dissous ou particuliers issus d'un bassin versant. Actes du Colloque « L'eau, de la cellule au paysage », École Normale Supérieure de Saint-Cloud, mai 2000, Éd. Elsevier, Coll. environnement, p. 157-170.
- Bugnon F., Felzines J.-C., Loiseau J.-E., Royer J.-M., Goux R., Nectoux P., Nicolas M. & Robbe G., 1993-1998 – Nouvelle flore de Bourgogne. *Bull. sci. de Bourgogne, Édition hors série*, t. I – Catalogue général et fichier bibliographique, 217 p., t. II – Clés de détermination, t. III, 890 p. – Atlas de répartition, clés des groupements végétaux et suppléments aux tomes I et II, 489 p.
- Bugnon F., Pages J., Clavier J.-L. & Loiseau J.-E., 1981 – Étude et cartographie des biocénoses dans la vallée de la Loire, entre Iguerande et Decize. GREMINAT, Univ. de Dijon, 44 p.

- Bugnon F., Pages J., Clavier J.-L., Loiseau J.-E. & Ducerf G., 1983 – Étude et cartographie des biocénoses dans la vallée de la Loire nivernaise en aval de Decize. GREMINAT, Univ. de Dijon, 70 p.
- Burke M.J. & Grime J.P., 1996 – An experimental study of plant community invasibility. *Ecology*, **77** : 776-790.
- Burnouf J., 2001 – Les concepts de « crise » et de « stabilité » : la notion de « risques ». Projet CNRS-PEVS Interactions Homme-milieu dans le bassin versant de la Loire, 4 p.
- Cagelli L. & Lefèvre F., 1994 – The conservation of *Populus nigra* and gene flow with cultivated poplars in Europe. Conservation of the wild relatives of european cultivated plants, III workshop, theme 1 : Principles and practice of management and monitoring, Gibilmanna, Palermo, 21-27 sept. 1994, 18 p.
- Campy M. & Macaire J.-J., 1989 – Géologie des formations superficielles. Géodynamique. Faciès-utilisation. Ed. Masson, Paris, 433 p.
- Carbiener P., Carbiener R. & Vogt H., 1993 – Relations entre topographie, nature sédimentaire des dépôts et phytocénose dans le lit alluvial majeur sous forêt du Rhin dans le fossé rhénan : forêt de la Sommerley, commune d'Erstein. *Rev. Géogr. de l'Est*, **4** : 297-311.
- Carbiener R. & Trémolières M., 1990 – The Rhine rift valley groundwater-river interactions : evolution of their susceptibility to pollution. *Regulated Rivers : Research & Management*, Vol. 5 : 375-389.
- Carbiener R., 1970 – Un exemple de type forestier exceptionnel pour l'Europe occidentale : la forêt du lit majeur du Rhin au niveau du fossé rhénan. (*Fraxino-Ulmetum* Oberd. 53) Intérêt écologique et biogéographique. Comparaison à d'autres forêts thermophiles. *Vegetatio*, Vol. XX, Fasc. 1-4 : 97-148.
- Carbiener R., 1983 – Le grand ried central d'Alsace : écologie et évolution d'une zone humide d'origine fluviale rhénane. *Bull. Ecol.*, t. 14, 4 : 249-277.
- Carbiener R., Trémolières M., Mercier J.L. & Ortscheit A., 1990 – Aquatic macrophyte communities as bioindicators of eutrophication in calcareous oligosaprobe stream waters (Upper Rhine plain, Alsace). *Vegetatio* **86** : 71-88.
- Carcaud N., Cyprien A.-L. & Visset L., 2000 – Marais et vallée de la Loire, mémoire des paysages depuis dix mille ans. Étude comparative des marais de Distré et Champtocé et de la vallée de la Loire à Montjean-sur-Loire. *Archives d'Anjou*, n° spécial (4), 24 p.
- Carion J.-E., 1865 – Catalogue raisonné des plantes du département de Saône-et-Loire croissant naturellement ou soumises à la grande culture. *Mémoires d'histoire naturelle*, Société éduenne, Autun, **1** : 1-122.
- Carter-Johnson W., Rogert L., Burgess R., Warren R. & Keammerer R., 1976 – Forest overstory vegetation and environment on the Missouri floodplain in North Dakota. *Ecol. Monogr.*, **46** : 59-84.
- Castella C. & Amoros C., 1986 – Diagnostic phyto-écologique sur les anciens méandres. in Recherches interdisciplinaires sur les écosystèmes de la basse-plaine de l'Ain (France) : Potentialités évolutives et gestion, PIREN Rhône, CNRS, Univ. Lyon I, Univ. Grenoble, Univ. Lyon III, Documents de Cartographie Écologique XXIX, Univ. sci. et méd. de Grenoble, p. 97-108.
- Chambaud F., Oberti D. & Lemaire E., 1996 – Opération locale Val de Loire 71 : diagnostic écologique préalable à la définition des contrats de gestion. Cellule d'application en écologie, Univ. de Dijon, Chambre d'Agriculture de Saône-et-Loire, Mâcon, 50 p. + annexes.

- Champion M, Maillard P. & Cario P., 1971 – Les alluvions de la Loire dans la région Centre. Inventaire de la production et des gisements. *Bull. Liaison Lab. Routier P. et Ch.*, **56** : 47-68.
- Charlot F., Falourd B., Vivier N. & Xouillot T., 1996 – La Loire. Histoire des protections contre les crues. Orléans, Préfecture de la Région Centre, Centre d'Études Supérieures d'Aménagement de Tours, 24 p.
- Chevallier H., 1996 – Étude de forêts alluviales ligériennes. Typologie descriptive et fonctionnelle, propositions de gestion. Loire Nature, ENGREF, Nancy, 83 p. + annexes.
- Chiarello E., Amoros C., Pautou G. & Jolion J.-M., 1998 – Succession modeling of river floodplain landscapes. *Environmental Modelling & Software* **13** : 75-85.
- Clergeau P. & Désiré G., 1999 – Biodiversité, paysage et aménagement : du corridor à la zone de connexion biologique. *Mappemonde* 55 (1999.3) : 19-23.
- Collectif, 1994 – Aménagement du lit de la Loire à Saint-Dyé (Loir-et-Cher) 1991-1993. Synthèse des suivis écologiques sur la faune et la flore. DDE du Loir-et-Cher, CDPNE, Blois, 88 p.
- Collectif, 1996 – Schéma Directeur d'Aménagement et de Gestion des Eaux du bassin Loire-Bretagne. Agence de l'Eau Loire-Bretagne, 108 p. + annexes 168 p.
- Collectif, 1998 – Parc naturel régional du Morvan. Édition Guide Gallimard, 192 p.
- Conchou O. & Pautou G., 1987 – Modes of colonization of an heterogenous alluvial area on the edge of the Garonne river by *Phalaris arundinacea* L. *Regulated Rivers*, Vol. 1 : 37-48.
- Conchou O., 1987 – Dynamique et fonctionnement d'une population pionnière de *Phalaris arundinacea* L. à l'interface terre-eau dans la moyenne vallée de la Garonne. Thèse Doctorat Univ. P. Sabatier, Toulouse, 220 p.
- Connell J.H. & Slatyer R.O., 1977 – Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *The American Naturalist*, 111, 982 : 1119-1144.
- Corillion R., 1954 – Excursion phytogéographique dans la vallée de la Loire (Basse-Loire, Anjou et Touraine). Notices bot. et Itin. commentés, VIIIème Congrès Intern., Paris, p. 31-50.
- Corillion R., 1957 – Première esquisse d'une subdivision phytogéographique du district armoricain de Basse-Loire. Bull. Serv. Carte Phytogéogr., Série A, (CNRS), II : 45-54, 2 cartes.
- Corillion R., 1971 – Observations sur les végétations des sables du lit mineur de la Loire, en Anjou-Basse Loire. *Bulletin de la Société Mayenne-Sciences*, 143-175.
- Corillion R., 1973 – Carte de la végétation de la France. Notice sommaire de la feuille de Tours (200 000^e). CNRS, Paris
- Corillion R., 1981 – Sur quelques aspects de la composition et du dynamisme des végétations pionnières (hydrophytes, hygrophytes) du lit de la Loire. Colloque « l'écologie et l'aménagement de la Loire », Tours, 1980 : 89-121.
- Corillion R., 1982-1983 – Flore et végétation de la vallée de la Loire (cours occidental : de l'Orléanais à l'estuaire). Imprimerie Jouve, Paris, 2 tomes, Texte : 736 p., Illustrations : 355 p.
- Corillion R., 1989 – Les bases floristiques et chorologiques de la définition d'un district phytogéographique du Val de Loire. *Bull. Soc. ét. sci. Anjou*, **13** : 155-169.
- Corillion R., 1991 – Contribution à l'étude de l'Orme (genre *Ulmus* L.) en Anjou. Le cas d' *Ulmus laevis* Pallas. *Bull. Soc. ét. sci. Anjou* n° 80 : 4-16.
- Corillion R., 1992-A – Les végétations à *Ulmus laevis* Pallas et *Fraxinus angustifolia* Vahl. des rives de la Loire angevine. *Bull. Soc. ét. sci. Anjou*, **14** : 103-111.

- Corillion R., 1992-B – Phytogéographie de l'Anjou. Univ. Catholique de l'Ouest, IRFA, Angers, 12 p. + cartes.
- Corillion R., 1994 – Flore aquatique du massif armoricain (espèces vasculaires). Description et caractères généraux. *Bull. de botanique armoricaine ERICA* n° 5 : 1-103.
- Corillion R., 1995 – Le lit mineur de la Loire : climatologie et végétation. Communication à l'Académie d'agriculture de France, Paris, 11 p.
- Cornier T. & Botté F., à paraître – Les paysages d'étiage de la Loire. La végétation des grèves : l'exemple du *Chenopodium rubri*. Actes du Colloque « Les paysages ligériens », organisé par les Études Ligériennes et Espaces pour demain, Tours, 29-30-31 mars 2001. *Etudes Ligériennes, Nouvelle Série*.
- Cornier T. & Maman L., 1999 – Contribution à la connaissance du fonctionnement écologique de l'hydrosystème ligérien. Essai de quantification des changements de la biodiversité à partir de la végétation alluviale. L'exemple du site de Bréhémont (Indre-et-Loire). *Etudes Ligériennes, Nouvelle Série*, Orléans, n° 1 : 7-17 et n° 2 : 58-61.
- Cornier T. & Maman L., à paraître – Les ripisylves de la Loire moyenne : un témoin du fonctionnement de l'hydrosystème. in Les ripisylves dans les hydrosystèmes fluviaux sous la direction de G. Pautou (Univ. J. Fourier, Grenoble I), H. Piégay (CNRS Lyon) & C. Ruffinoni.
- Cornier T., 1994 – Étude du franc-bord agricole de l'Île de Quinquengrogne, Luynes et Fondettes (Indre-et-Loire). Étude physique, naturelle et humaine. Propositions de mesures conservatoires du milieu naturel. Rapport de projet IMACOF, Univ. Tours, 97 p.
- Cornier T., 1996 – Étude de la dynamique de la végétation de la plaine alluviale de la Loire. Équipe Pluridisciplinaire Plan Loire Grandeur Nature Orléans et IMACOF C.U. Chinon, 3 rapports.
- Cornier T., 1997 – Essai de quantification des changements de la biodiversité dans les hydrosystèmes. L'exemple de la plaine alluviale de la Loire au niveau de Bréhémont (Indre-et-Loire). DEA Univ. J. Fourier Grenoble I, Univ. Aix-Marseille III, 95 p.
- Cornier T., 1998 – Essai de typologie écologique des communautés végétales du lit de la Loire. Univ. de Tours, DIREN Centre, Orléans, 47 p.
- Cornier T., 1999 – La biodiversité dans l'hydrosystème ligérien étudiée à partir de la végétation alluviale. *J. Bot. de la Soc. Bot. de Fr.*, n° 12 : 45-50.
- Cornier T., Botté F., Bouché-Pillon S., Génin A. & Servain-Courant S., 2000 – Les sites de référence sur la Loire moyenne. Une approche plus complète des activités anthropiques et des paysages ; l'exemple de Bréhémont (Indre-et-Loire). Actes du Colloque « L'eau, de la cellule au paysage », École Normale Supérieure de Saint-Cloud, mai 2000, Éd. Elsevier, Coll. environnement, p. 323- 339.
- Coste H., 1990 – Flore descriptive et illustrée de la France, de la Corse et des contrées limitrophes. Librairie scientifique et technique Albert Blanchard, nouveau tirage de l'édition originale de 1901-1906, 3 tomes, 1850 p.
- Couderc J.-M. & Guedes M., 1972 – Plantes nouvelles du lit de la Loire et du Cher tourangeaux. *Études Ligériennes*, n° 12 : 35-53.
- Couderc J.-M., 1967 – Contribution à l'étude des rapports entre la végétation et les cours d'eau ligériens. *Études Ligériennes*, n° 1 : 65-76.
- Crouzet P., Leonard J., Nixon S., Rees Y., Parr W., Laffon L., Bogestrand J., Kristensen P., Lallana C., Izzo G., Bokn T., Bak J & Lack T.J., 1999 – Nutrients in European ecosystems. Environmental assesment reports No 4, éd. N. Thyssen, Agence Européenne de l'Environnement, 156 p.

- Cyprien A.-L. & Visset L., 2000 – « Le Port » à Cordemais (Loire-Atlantique) : histoire de la végétation et anthropisation. *Revue d'Archéométrie*, **24** : 85-93.
- Dacharry M., 1974 – Hydrologie de la Loire en amont de Gien. Paris, N.A.L., 2 vol. 334 & 285 p.
- Dacharry M., 1996 – Les grandes crues historiques de la Loire dans la Loire. *La Houille Blanche, Revue internationale de l'eau*, **6-7** : 47-53.
- Dagorne D. & Bacchi M., 1995 – Plan Loire grandeur nature. Chantier expérimental de Oudon. I : Etat initial, II : Travaux. DIREN Pays de la Loire, Service Maritime de Navigation de Nantes, Mém. stage IMACOF, 146 p.
- Dambre J.-L. & Malaval P., 1993 – Évaluation des conditions de poursuite de la politique de limitation des extractions de matériaux dans le lit de la Loire du Bec d'Allier à Nantes. Paris, Mission d'inspection des services de la navigation, Mission d'inspection spécialisée de l'environnement, 58 p. + 3 annexes.
- Daudon M., 1994 – Flore et végétation des Basses Vallées Angevines (Maine-et-Loire). Effets de divers modes d'utilisation du milieu. LPO Rochefort, 42 p. + annexes.
- Daudon M., 1995 – Flore et végétation des Basses Vallées Angevines (Maine-et-Loire). Comparaison entre niveaux d'inondation. Évaluation de l'Espace Naturel de la LPO (complément). LPO Rochefort, 40 p. + figures + annexes.
- Davis M.A., Grime J.P. & Thompson K., 2000 – Fluctuating resources in plant communities : a general theory of invasibility. *Journal of Ecology*, **88** : 528-534.
- Debelmas J., 1974 – Géologie de la France. 1 : Vieux massifs et grands bassins sédimentaires. Éditions Doin, 293 p.
- Debrand-Passard S., 1995 – Histoire géologique résumée. Bull. d'information des géol. du bassin parisien, 32 (3) : 15-26.
- Debrand-Passard S., Macaire J.-J., Closier L. & Fleury R., 1998 – Particularité de l'évolution du système fluvial solognot dans le bassin de la Loire au quaternaire. Corrélations possibles. *Géologie de la France*, n° 2 : 55-68
- Décamps H., Fortuné M., Gazelle F. & Pautou G., 1988 – Historical influence of man on the riparian dynamics of a fluvial landscape. *Landscape Ecology*, Vol. 1, n° 3 : 163-173.
- Delaunay J., 1873 – Catalogue des plantes vasculaires du département d'Indre-et-Loire. Soc. tourangelle d'horticulture, Tours, p. 1-141.
- Delpech R., Dumé G., Galmiche P. & Timbal J., 1985 – Typologie des stations forestières, Vocabulaire. Institut pour le Développement Forestier, Paris, 243 p.
- Denizot G., 1927 – Les formations continentales de la région orléanaise. Thèse, Marseille, 582 p.
- Denizot G., 1968 – Le Néogène dans le bassin moyen de la Loire (Orléanais, Touraine, Anjou). *Mém. Soc. Géol. min. Bretagne*, 13 : 1-21.
- Descloux S., 1999 – *Populus nigra* L. et populiculture. Synthèse bibliographique. Projet individuel DESS IHCE, Univ. de Tours, 44 p. + annexes.
- Descoings B., 1997 – Phorbe, phorbaie, mégaphorbaie : une famille de termes phytogéographiques. *J. Bot. de la Soc. Bot. de Fr.*, n° 4 : 50.
- Dethioux M., 1974 – Quelques aspects de l'écologie de l'aulne glutineux. *Bull. trimestriel de l'Assoc. Ardenne et Gaume*, Vol. XXIX, Fasc. 3 : 118-129.
- Dion R., 1934 – Le Val de Loire, étude de géographie régionale. Éd. Arrault & Cie, Tours, 752 p.
- Dion R., 1961 – Histoire des levées de la Loire. Paris, 312 p.

- Diquelou S., 1997 – Dynamique de la végétation après abandon des terres agricoles en bocage breton. Thèse de Doctorat Univ. Rennes I, 304 p.
- DIREN de Bassin Loire-Bretagne, 1995 – Catalogue des stations de relevés des lignes d'eau de la Loire entre le Bec d'Allier et Saumur. Orléans : 136 p.
- Dister E., 1983 – Zur Hochwassertoleranz von Auenwaldbäumen an lehmige Standorten. *Verh. Ges. Ökol.* **10** : 325-336.
- Dolédec S. & Chessel, 1989 – Rythmes saisonniers et composantes stationnelles en milieu aquatique. II. Prise en compte et élimination d'effets dans un tableau faunistique. *Acta Oecol., Ecol. Génér.*, **10** (3) : 207-232.
- Dolédec S. & Chessel, 1991 – Recent developments in linear ordinations methods for environmental sciences. *Trends in Ecology*, **1** : 133-155.
- Dolédec S. & Chessel, 1994 – Co-inertia analysis : an alternative method for studying species-environment relationships. *Freshwater Biology*, **31** : 277-294.
- Douillard O., 1997 – Suivi écologique d'une expérience de pastoralisme à l'aide d'ovins dans le lit endigué de la Loire à Dampierre-en-Burly. Protocoles d'état initial et de suivi de la flore et de la faune. Mém. Stage MST IMACOF, Univ. Tours, 62 p. + annexes.
- Duband P., 1996 – La genèse des crues dans le bassin de la Loire dans la Loire. La Houille Blanche, Revue internationale de l'eau, 6-7 : 54-63.
- Ducet G., 1989 – Espèces nouvelles et évolution de la flore de la vallée de la Loire en Bourgogne. *Bull. Soc. Hist. nat. Autun*, (**129**) : 7-10.
- Duhamel G., 1998 – Flore et cartographie des *Carex* de France. Éd. Boubée, Paris, 2^e édition, 296 p.
- Dupont P., 1981 – La végétation de l'estuaire de la Loire ; Intérêt, modifications récentes, urgences de mesures de protection. Colloque « l'écologie et l'aménagement de la Loire », Tours, p. 123-144.
- Dupont P., 1986 – Principaux aspects de la végétation des zones humides de l'estuaire de la Loire. *Bull. Soc. bot. Fr.*, **133**, Lettres bot., (1) : 41-60.
- Dupont P., 1990-A – Atlas partiel de la flore de France. Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, Collection Patrimoines Naturels, Vol. n° 3, Série Patrimoine Génétique, 442 p.
- Dupont P., 1990-B – Les modifications récentes et prévisibles de la végétation riveraine de l'estuaire de la Loire, entre la Pointe de l'Imperlay et Paimbœuf : un cas exemplaire d'actions préjudiciables à la valeur biologique d'un site. 5^e Rapport de recherche du groupe SERS, Univ. de Nantes, « Sites sensibles et protection », p. 49-55.
- Dupont P., 1994 – O.G.A.F. Agriculture-Environnement Marais et vallée du Pays d'Ancenis. Suivi scientifique (végétation). État initial. Groupe d'Étude des Milieux Naturels, Univ. Nantes, 43 p.
- Dupont P., 1995 – O.G.A.F. Agriculture-Environnement Marais et vallée du Pays d'Ancenis. Suivi scientifique (végétation). État initial. Supplément 1995. Groupe d'Étude des Milieux Naturels, Univ. Nantes, 15 p.
- Ellenberg H., 1988 – Vegetation Ecology of Central Europe. Cambridge University Press, 4^e édition, 731 p.
- EPALA, 1987 – Barrage de Serre de la Fare sur la Loire. Étude d'impact. EPALA, Orléans, 736 p.
- Équipe Pluridisciplinaire Plan Loire Grandeur Nature, 1998 – Cahier des Clauses Techniques Générales d'état initial et de suivi du milieu biologique du lit de la Loire. 57 p.
- Felzines J.-C. & Loiseau J.-E., 1989 – Premières observations sur le peuplement végétal d'une terrasse de la Loire près de St Aubin (Saône-et-Loire). *Bull. Soc. Hist. nat. Autun*, (**130**) : 9-15.

- Felzines J.-C. & Loiseau J.-E., 1990-A – Hydrophytes nouveaux ou rares de la vallée moyenne de la Loire et du Bas-Allier. *Le Monde des plantes*, n° 439 : 16-19.
- Felzines J.-C. & Loiseau J.-E., 1990-B – *Lemna minuscula* Herter, espèce nouvelle pour le bassin de la Loire. *Le Monde des plantes*, n° 437 : 18-20.
- Felzines J.-C. & Loiseau J.-E., 1991 – Une association à *Lemna minuscula* et *Azolla filiculoides* dans les vallées de la Loire moyenne et du Bas-Allier. *Le Monde des plantes*, n° 441 : 6-9.
- Forman R.T.T. & Godron M., 1986 – Landscape Ecology. John Wiley & Sons, Chichester, 619 p.
- Foucault (de) B., 1984 – Systémique, structuralisme et synsystème des prairies hygrophiles des plaines atlantiques françaises. Thèse Doct. Etat Univ. Rouen, Univ. Lille II, Station Internationale de Phytosociologie, Bailleul.
- Fournier P., 2000 – Les quatre flores de France, Corse comprise (générale, alpine, méditerranéenne, littorale). Ed. Dunod (retirage de l'édition originale de 1947 aux éditions Lechevalier), 1103 p.
- Fouvet A.-C. & Bekhtiar R., 1995 – Cartographie de végétation de l'Écozone du Forez. Ecopôle du Forez, FRAPNA Loire, Chambéon, 27 p.
- Frain M., 1994 – Étude préalable à la mise en place d'un sentier botanique sur les communes de Gimouille et Challuy (Bec d'Allier et environs). Univ. Clermont-Ferrand, WWF France, ≈ 40 p.
- Frain M., 1995 – Étude des besoins en eau des milieux naturels dans la vallée de l'Allier. Premières reconnaissance et appréciation de la sensibilité aux variations de l'étiage de la flore et de la végétation dans les sites d'observation. Rapport EPALA, Epteau, 48 p.
- Franchet A., 1885 – Flore de Loir-et-Cher. 792 p.
- Froberville (de) V. & Bacchi M., 1995 – Étude des ouvrages submersibles de la Loire. Implications sur l'évolution sédimentaire du lit mineur. Rapport de stage DUS Imacof, Univ. de Tours, C.U. Chinon, 2 tomes.
- Frochot B., Faivre B., Desbrosses & Hermant D., 1995 – Étude des peuplements d'oiseaux nicheurs de la Loire bourguignonne - Comparaison avec les relevés de 1989 et analyse sur l'évolution de la qualité globale des milieux naturels ligériens. Univ. de Bourgogne, Dijon, 33 p.
- Frochot B., Roché J., Constant P., Daurat B., Desbrosses R., Eybert M.-C., Faivre B. Godreau V. & Perret F., 1993 – Diversité et valeur patrimoniale des peuplements d'oiseaux nicheurs de la Loire sur l'ensemble du cours. De l'écologie à la conservation. Ministère de l'Environnement, Direction de l'Eau, Neuilly/Seine, Univ. de Bourgogne, Dijon, 64 p.
- Frontier S. & Pichod-Viale D., 1998 – Écosystèmes : structure, fonctionnement, évolution. Éd. Dunod, Paris, 2^e édition, 447 p.
- Fustec E., Greinier I., Scanen O., Gaillard S. & Dzana J.-G., 1998 – Les zones humides riveraines : des milieux divers aux multiples fonctions. « La Seine en son bassin. Fonctionnement écologique d'un système fluvial anthropisé » sous la direction de M. Meybeck, G. de Marsily & d'E. Fustec, Ed. Elsevier, Chap. 5 : 211-262.
- Garcia X.-F., 2000 – Ecologie comparée des peuplements de Chironomidés (Diptera) des zones potamiques de la Garonne et de la Loire. Hétérogénéité de l'espace fluvial et biodiversité. Thèse de Doctorat Univ. P. Sabatier, 105 p. + annexes.
- Garcin M., Giot D., Farjanel G., Kloppman W., Negrel P. & Gourry J.-C., 1999 – La Loire moyenne au Quaternaire récent dans le Val d'Avary. *Études Ligériennes, Nouvelle Série*, Orléans, n° 2 : 45-49.
- Garguet-Duport B. & Girel J., 1995 – Ecologie du paysage et télédétection des milieux alluviaux. *Rev. Ecol. Alp.*, Grenoble, Tome III : 67-81.

- Gaultier S., 2000 – Étude de l'évolution géomorphologique dynamique de la Loire à Bréhémont. Mém. de Maîtrise, Univ. Orléans, 130 p.
- Gautier E., 2001 – Rythmes d'évolution des zones humides de la Loire moyenne. Approche méthodologique et résultats préliminaires des études morphodynamiques entreprises dans le cadre du Programme National de Recherche sur les Zones Humides de la Loire moyenne. *Les Etudes Ligériennes*, nouvelle série, n° 3 : 7-25.
- Gautier E., Bacchi M., Barbier J., Berton J.-P., Chambaud F., Chauvin C., Couderchet L., Deleage J.-P., Dieu N., Josselin D., Lewis N., Moine A., Negrel P., Oberti D. & Sede (de) M.-H., 2000-A – La détermination d'un espace de liberté pour le système fluvial ligérien : identification et spatialisation des unités morphodynamiques et écologiques fonctionnelles dans les vals libres et endigués de la Loire, enjeux et acteurs sociaux. Programme National de Recherche sur les Zones Humides, Rapport annuel d'avancement des travaux, 79 p. + annexes.
- Gautier E., Piégay H. & Bertaina P., 2000-B – A methodological approach of fluvial dynamics oriented towards hydrosystem management : case study of the Loire and Allier rivers. *Geodinamica Acta*, 1 : 29-43.
- Géhu J.-M. & Franck J., 1984 – Observations sur les saulaies riveraines de la vallée de la Loire, des sources à l'embouchure. Colloques phytosociologiques IX « La végétation des forêts alluviales, Strasbourg 1980 », Rédacteur Pr. J.-M. Géhu, Éd. J. Cramer, p. 305-323.
- Gigout M., 1975 – Sur l'histoire du coude de la Loire au Villafranchien (sens large) et au quaternaire. C. R. Acad. Sci., Paris, 280 : 1653-1656.
- Gillet F., Foucault (de) B. & Julve P., 1991 – La phytosociologie synusiale intégrée : objets et concepts. *Candollea*, 46 : 315-340.
- Gillet, F., 1998 – La Phytosociologie synusiale intégrée. Guide méthodologique. Université de Neuchâtel, Institut de Botanique, *Docu. Labo. Ecol. Vég.* 1, 68 p.
- Girel J. & Manneville O., 1998 – Present species richness of plant communities in alpine stream corridors in relation to historical river management. *Biological Conservation* 85 : 21-33.
- Girel J., 1994-A – Les aménagements du XIX^e siècle dans les basses vallées de la Durance et du Var (France). Impacts sur l'écologie du paysage. *Numéro spécial des Études Vauchusiennes*, N° 5 : 37-42.
- Girel J., 1994-B – Old distribution procedure of both water and matter fluxes in floodplains of western Europe : impact on present vegetation. *Environnemental Management*, Vol. 18, No. 2 : 203-221.
- Girel J., 1996 – La prise en compte de l'histoire pour la gestion des corridors fluviaux : les enseignements des aménagements anciens. *Revue de Géographie de Lyon*, 1996/4, 9 p. + figures.
- Girel J., Garguet-Duport B. & Pautou G., 1997 – Landscape Structure and Historical Processes Along Diked European Valleys : A Case Study of the Arc/Isère Confluence (Savoie, France). *Environnemental Management* Vol. 21, No. 6 : 891-907.
- Godreau V., Bornette G., Frochot B., Amoros C., Castella E., Oberti B., Chambaud F., Oberti D. & Craney E., 1999 – Biodiversity in the floodplain of Saône : a global approach. *Biodiversity and Conservation* 8 : 839-864.
- Goux R. & Loiseau J.-E., 1993 – Compléments à l'étude floristique du Nivernais occidental. *Bull. Soc. Hist. nat. Autun*, (147) : 5-26.
- Goux R., 1987 – La vallée de la Loire entre La Charité et Pouilly, un ensemble biologique à préserver. *Bull. Soc. Hist. nat. Autun*, (121) : 15-26.

- Gregory S.V., Swanson F.J. & Mc Kee L.K., 1991 – An ecosystem perspective of riparian zones. *Bioscience*, **41** : 540-541.
- Grelon J., 1976 – Contribution à une étude écologique et dynamique de la végétation des grèves et des îles de la Loire à Vouvray (Indre-et-Loire) et à Saint-Jean-de-la-Croix (Maine-et-Loire). Thèse, Orsay, 125 p.
- Grelon J., 1981 – Quelques aspects de la forêt riveraine dans le val de Loire tourangeau et angevin. Colloque « l'écologie et l'aménagement de la Loire », Tours, 1980 : 69-88.
- Grenier E., 1992 – Flore d'Auvergne. Société Linnéenne de Lyon, 655 p.
- Gréviolot F. & Muller S., 1994 – Les groupements végétaux prairiaux de la plaine alluviale de la Meuse (Lorraine, France). Position syntaxonomique et biogéographique dans le cadre ouest-européen. Colloques Phytosociologiques XXIII « Large area vegetation surveys », Bailleul, p. 115-144.
- Gréviolot F. & Muller S., 1995 – Application de l'analyse diachronique globale à l'étude de l'évolution d'une végétation prairiale. *C. R. Acad. Sci. Paris, Sciences de la vie*, **318** : 491-497.
- Gréviolot F. & Muller S., 1996 – Étude de l'impact des changements des pratiques agricoles sur la biodiversité végétale dans les prairies inondables du Val de Meuse : présentations méthodologiques et premiers résultats. *Acta bot. Gallica*, **143** (4/5) : 317-338.
- Grime J. P., 1979 – Plant strategies and vegetation processes. WILEY, Chichester.
- Grime J. P., Hodgson J.G. & Hunt R., 1988 – Comparative plant ecology. A functional approach to common British species. Éd. Unwin Hyman, Londres, 742 p.
- Grognot (Aîné), 1865 – Plantes vasculaires (phanérogames et cryptogames) du département de Saône-et-Loire, à ajouter à celles mentionnées dans le Catalogue raisonné des plantes du département de Saône-et-Loire par M. le docteur Carion. *Mémoires d'histoire naturelle*, Société éduenne, Autun, **1** : 123-204.
- Grosbois C., 1998 – Géochimie des eaux de la Loire : contributions naturelles et anthropiques, quantification de l'érosion. Thèse Doctorat Univ. Tours, 232 p. + annexes.
- Guinochet M., 1973 – Phytosociologie. Masson, Paris, 227 p.
- Hall T.F. & Smith G.E., 1955 – Effects of flooding on woody plants, west sandy dewatering project, Kentucky reservoir. *J. Forestry*, **53** : 281-285.
- Hallé F., Oldeman R.A.A. & Tomlinson P.B., 1978 – Tropical Trees and Forests. An Architectural Analysis. Springer-Verlag Berlin Heidelberg New York, 441 p.
- Hanski I., 1987 – Colonization of ephemeral habitats. in 26 th. Symposium of the British Ecological Society and the Linnean Society of London : « Colonization , succession and stability », sous la direction de Gray A.J., Crawley & Edwards P.J., Blackwell Scientific Publications, p. 155-185.
- Haury J., 1994 – Les macrophytes, estimateurs de la qualité biologique des cours d'eau. Actes du séminaire national « état de santé des écosystèmes aquatiques, les variables biologiques comme indicateurs », Paris, GIP Hydrosystèmes, p. 153-170.
- Haury J., Peltre M.-C., Müller S., Trémolières M., Barbe J., Dutartre A. & Guerlesquin M., 1996 – Des indices macrophytes pour estimer la qualité des cours d'eau français : premières propositions. *Ecology* : **27** (4) : 233-244.
- Hendoux F. & Géhu J.-M., 1992 – Diagnostic phytocœnotique et floristique des prairies alluviales ligériennes de Mauges. Carrefour touristique et culturel des Mauges, CREPIS Bailleul, 69 p.

- Hermant D., Agou P. & Chiffaut A., 1995 – Plan de gestion biologique de l’île de Tinjat. Communes de Gannay/Loire (03), Saint Hilaire-Fontaine (58) et Lamenay/Loire (58). Conservatoire des Sites Naturels Bourguignons, Quétigny.
- Hills J. M., Murphy K. J., Pulford I. D. & Flowers T. H., 1994 – A method for classifying European riverine wetland ecosystems using functional vegetation groups. *Functional Ecology* **8** : 242-252.
- Hosner J.F., 1960 – Relative tolerance to complete inundation of fourteen bottomland tree species. *Forest Sci.*, **6**, 3 : 246-251.
- Hughes, F.M.R., 1997 – Floodplain biogeomorphology. *Progress in Physical Geography*, **21** (4) : 501-529.
- Jauzein P., 1995 – Flore des champs cultivés. INRA Éditions, Paris, 898 p.
- Jullien-Crosnier A., 1890 – Catalogue des Plantes vasculaires du département du Loiret. Orléans, Suppléments 1898 et 1905.
- Julve P., 1999 – Répertoire synonymique des groupements végétaux de France. Document internet <http://perso.wanadoo.fr/philippe.julve/catminat.htm>, version du 17 janvier 2000.
- Junk W.J., Bayley P. B. & Sparks R.E., 1989 – The flood pulse concept in river-floodplain systems. *Canadian Special Publications of Fisheries and Aquatic Sciences*, **106** : 110-127.
- Kerguélen M., 1993 – Index synonymique de la flore de France. Muséum National d’Histoire Naturelle, Paris, XXVIII, 196 p.
- Kerguélen M., 1998 – Index synonymique de la flore de France. Mise à jour de l’édition de 1993 sur le site Internet de l’INRA, environ 1800 p.
- Kessler J. & Chambraud A., 1990 – Météo de la France. Tous les climats, localité par localité. éditions J.C. Lattès, Paris, 391 p.
- Klein J.-P., Carbiener R., 1988 – Effets des crues de l’Ill sur les phytocénoses aquatiques de deux rivières phréatiques du secteur de Benfeld et d’Erstein : la Lutter et le Bronnwasser. Intérêt des plantes aquatiques comme bioindicateurs d’eutrophisation. *Bull. Assoc. Philomathique Als.-Lorr.*, T. **24** : 3-23.
- Koch W., 1926 – Die Vegetationseinheiten der Linthbene unter Berücksichtigung der Verhältnisse in der Nordostschweiz. Separatabdruck aus dem 61. Band, II. Teil (1925) des Jahrbuches der St Gallischen Naturwissenschaftlichen Gesellschaft. St Gallen, Buchdruckerei Zollikofer & Cie, : 21-29.
- Lahondère P., 1997 – Initiation à la phytosociologie sigmatiste. Soc. Bot. du Centre-Ouest, n° hors série, 47 p.
- Lair N., 2001 – Regards croisés sur le potamoplancton et la qualité de l’eau en Loire moyenne. Actes du Colloque Hydroécologie, Chinon, 14-15 juin 2001 : « Approche à grande échelle et effets cumulés dans les hydrosystèmes », 30 p.
- Lair N. & Reyes-Marchant P., 1997 – The potamoplankton of the Middle Loire and the role of the ‘moving littoral’ in downstream transfer of algae and rotifers. *Hydrobiologia*, **356** : 33-52.
- Lambinon J., de Langhe J.-E., Delvosalle L., Duvigneaud J., 1992 – Nouvelle Flore de la Belgique, du Grand-Duché de Luxembourg, du Nord de la France et des régions voisines (Ptéridophytes et Spermatophytes). Éditions du Jardin botanique national de Belgique, 4ème édition, 1092 p.
- Landon N., Piégay H., Bravard J.-P., 1998 – The Drôme river incision (France) : from assessment to management. *Landscape and Urban Planning* **43** : 119-131.
- Larue J.-P., 1998 – Sécheresse et étiages : l’exemple du Cher de 1988 à 1992. *Norais*, Poitiers, t. 45, n° 179 : 453-471.

- Légionnet A. & Lefèvre F., 1996 – Genetic variation of the riparian pioneer tree species *Populus nigra* L. I. Study of population structure based on isoenzymes. *Heredity*, **77** : 629-637.
- Légionnet A., 1996 – Diversité et fonctionnement génétique des populations naturelles de *Populus nigra* L., espèce pionnière des ripisylves européennes. Thèse de Doctorat, Univ. de Montpellier II, 114 p.
- Léopold L.B., Wolman M.G., 1964 – Fluvial process in geomorphology. Freeman, Londres, 522 p.
- Lévêque C., 1997 – La biodiversité. Presses Universitaires de France, Coll. Que sais-je, 128 p.
- Lloyd J., 1897 – Flore de l'ouest de la France. 5^{ème} édition, 458 p.
- Loiseau J.-E. & Braque R., 1972 – Flore et groupements végétaux du lit fluvial dans le bassin de la Loire moyenne. *Études ligériennes*, n° **11** : 99-167.
- Loiseau J.-E. & Felzines J.-C., 1988 – Nouvelles observations sur la flore alluviale d'introduction dans le bassin moyen de la Loire. *Rev. Sc. Nat. d'Auvergne*, Vol. **54** : 15-23.
- Loiseau J.-E. & Felzines J.-C., 1990 – Investigations floristiques et écologiques dans le lit de la Loire en Nivernais-Berry. *Bull. Soc. Bot. Centre-Ouest*, t. **21** : 9-28.
- Loiseau J.-E. & Felzines J.-C., 1990-1991 – Compléments à l'inventaire de la flore du Val de Loire et de ses abords. *Rev. Sc. Nat. d'Auvergne*, Vol. **56** : 59-70.
- Loiseau J.-E. & Felzines J.-C., 1991 – L'*Equisetum* x *moorei* Newm. dans la vallée de la Loire moyenne (distribution, phytocénologie, biologie). *Bull. Soc. bot. Fr.*, **138**, Actual. bot. (2) : 159-168.
- Loiseau J.-E. & Felzines J.-C., 1992 – Variations du peuplement végétal alluvial constatées dans la partie moyenne du bassin ligérien en 1990 et 1991. *Le Monde des plantes*, n° 445 : 14-16.
- Loiseau J.-E. & Felzines J.-C., 1995 – Étude, évaluation et évolution de la végétation naturelle du cours oriental de la Loire. *Compte-Rendu de l'Académie d'Agriculture de France*, **81** (1) : 83-98.
- Loiseau J.-E. & Felzines J.-C., 1998 – Les vallées de la Loire et de l'Allier dans le cadre régional (Nivernais-Berry). 25^{ème} Session de la Société Botanique du Centre-Ouest : Sud-Est du Bassin Parisien, 1997, *Bull. Soc. Bot. Centre-Ouest*, t. **29** : 371-380.
- Loiseau J.-E., 1953 – Observations sur la flore du Bassin de la Loire moyenne (environs de la Charité, Nièvre). *Le Monde des Plantes*, **387** : 1-9.
- Loiseau J.-E., 1976-1977 – Contribution à l'étude de la flore et de la végétation alluviales de la Loire moyenne et de l'Allier. *Monde des Plantes* n° 387, 389 et 391, 9 p.
- Loiseau J.-E., 1997 – Flore et végétation des alluvions de la Loire et de l'Allier en Nivernais-Berry. *Journal de Botanique de la Société botanique de France*, **2** : 27-44.
- Loiseau J.-E., 2001 – La flore nivernaise. Tome 4. La végétation des vallées de la Loire moyenne et du bas-Allier. *Camosine, Les annales des pays nivernais*, **104** : 1-33.
- Macaire J.-J., 1981 – Contribution à l'étude géologique et paléopédologique du Quaternaire dans le Sud-Ouest du bassin de Paris (Touraine et ses abords). Thèse de Doctorat d'État, Sciences, Université de Tours, 2 tomes, 450 p.
- Macaire J.-J., 1983 – Évolution du réseau hydrographique dans le sud-ouest du bassin de Paris pendant le Pliocène et le Quaternaire. *Bulletin de l'Association française pour l'étude du Quaternaire*, n° 16 : 183-195.
- Maillard B., 1992 – Les campagnes de Touraine au XVIII^e siècle - Étude d'Histoire économique et sociale. Thèse Doctorat Etat Lille III, 1410 p.

- Maillard P., 1981 – Observations sur l'enfoncement du lit de la Loire. Colloque « l'écologie et l'aménagement de la Loire », Tours : 1-13.
- Malavoi J.-R., Gautier J.-N. & Ginestet P., 1999 – Découpage géomorphologique de la Loire entre le bec d'Allier et le bec de Maine. *Études Ligériennes, Nouvelle Série*, Orléans, n° 1 : 19-26.
- Maman L., 1985 – La dynamique de la végétation sur les ouvrages des aménagements hydroélectriques du Rhône. Thèse Doctorat Univ. sci. et méd. Grenoble, 139 p.
- Maman L., 1998 – Témoin du fonctionnement écologique de la Loire : la végétation alluviale. *La Loire et ses terroirs*, n° 27 : 29-32.
- Mars B., 2000 – Plan de gestion du Val de Montlouis (2000-2004). Communes d'Amboise, Lussault-sur-Loire, Noizay, Vernou-sur-Brenne, Montlouis-sur-Loire, Vouvray. Conservatoire du Patrimoine Naturel de la Région Centre, 55 p. + annexes.
- Marston R. A., Girel J., Pautou G., Piégay H., Bravard J.-P. & Arneson C., 1995 – Channel metamorphosis, floodplain disturbance, and vegetation development : Ain River, France. *Geomorphology* **13** : 121-131.
- Meybeck M., 1986 – Composition chimique des ruisseaux non pollués de France. *Sci. Géol. Bull.*, **39** : 3-77.
- Moatar F., Grimaud D, Gosse P., Belus P. & Coulon O., 2001 – Estimation des flux d'azote et de phosphore sur la Loire moyenne (France) ; Calcul des bilans. Résultats préliminaires. Actes du Colloque franco-québécois ; Québec, 14-16 mars 2001 « La pluridisciplinarité dans les problèmes de l'environnement : les interactions Air Sol Eau », Volume 2, p. 181-191.
- Moatar F., 1997 – Modélisations statistiques et déterministes des paramètres physico-chimiques utilisés en surveillance des eaux de rivières : Application à la validation des séries de mesures en continu (Cas de la Loire Moyenne). Thèse Institut National Polytechnique de Grenoble, 290 p.
- Moriette P.-A., Bacchi M., Jugé P., Dieu N., Cornier T. & Berton J.-P., 1998 – Commune de La Chapelle/Loire. Restauration de l'annexe hydraulique de Bois-Chétif. DDE d'Indre-et-Loire, Subdivision de la navigation, Tours, Centre Univ. Chinon, ADESUV.
- Muller S., 1990 – Une séquence de groupements végétaux bio-indicateurs d'eutrophisation croissante des cours d'eau faiblement minéralisés des Basses Vosges gréseuses du Nord. *C. R. Acad. Sci. Paris*, **310**, série III : 509-514.
- Muller S., Peltre M.-C., Ollivier M., Petitdidier D., Thiebaut G., Dutartre A., Moreau A., Mütterlein C. & Barbe J., 1997 – Biologie et écologie des espèces végétales proliférant en France. Synthèse bibliographique. Les études de l'Agence de l'Eau n° 68, 199 p.
- Naiman R.J. & Décamps H., 1990 – The ecology and management of aquatic-terrestrial ecotones. Ed. Naiman & Décamps, Man and The Biosphere series, The Parthenon Publishing Group, 4.
- Nature 18, 1994 – La Loire des îles entre La Charité et Sancerre. Bilan des connaissances naturalistes
- Nilsson C., Ekblad A., Dynesius M., Backe S., Gardfjell M., Carlberg B., Hellqvist S. & Jansson R., 1994 – A comparison of species richness and traits of riparian plants between a main river channel and its tributaries. *Journal of Ecology*, **82** : 281-295.
- Nordhagen R., 1939-1940 – Studien über die Vegetation Norwegens. I. Die Pflanzengesellschaften der Tangwälle. Bergens Museums Arbok, Naturvitenskapelig rekke Nr. 2, p.24-49.
- Oberdorfer E., 2001 – Pflanzensoziologische Exkursionsflora für Deutschland und angrenzende Gebiete. Eugen Ulmer, Stuttgart, 8^e édition, 1051 p.
- Oldeman R. A. A., 1974 – L'architecture de la forêt guyanaise. ORSTOM, 204 p.

- Oldeman R. A. A., 1990 – Forests : elements of silvology. Springer-Verlag, New-York, Berlin.
- Otto H.-J., 1998 – Écologie forestière. Institut pour le Développement Forestier, 397p.
- Pautou G. & Girel J., 1988 – La phytosociologie, un outil performant pour l'étude des corridors fluviaux. Colloques phytosociologiques XVII « Phytosociologie et paysage », Éd. J. Cramer, Berlin, p. 415-423.
- Pautou G. & Girel J., 1994 – Interventions humaines et changements de la végétation alluviale dans la vallée de l'Isère (de Montmélian au Port de St-Gervais). *Rev. Géographie Alpine* n° 2 : 127-146.
- Pautou G. & Gruffaz R., 1993 – Les conséquences de la déprise agricole sur la dynamique de la végétation alluviale : l'exemple de la réserve naturelle du Marais de Lavours (Ain). *Rev. Ecol. Alp.* Grenoble, tome II : 25-41.
- Pautou G. & Manneville O., 1995 – Les éco-complexes : structure, fonctionnement, dynamique et gestion - L'exemple de la plaine alluviale du Rhône entre Genève et Lyon. Rapport Université Joseph Fourier, Grenoble I, 235 p.
- Pautou G. & Ponsero A., 1996 – Les changements de la biodiversité dans les interfaces alluviales : l'exemple de la plaine du Rhône entre Genève et Lyon et du Marais de Lavours. Prog. CEE DG XII « Effects of rapid climatic change on biodiversity in boreal and mountain ecosystems », 336 p.
- Pautou G. & Wuillot J., 1989 – La diversité spatiale des forêts alluviales dans les îles du Haut-Rhône français. *Bull. Ecol.* t. 20, 3 : 211-230.
- Pautou G., 1975 – Contribution à l'étude écologique de la plaine alluviale du Rhône entre Seyssel et Lyon. Thèse Doctorat Etat Univ. Sci. & Méd. Grenoble, 375 p.
- Pautou G., 1984 – La dynamique de la végétation dans la vallée du Rhône entre Genève et Lyon. Colloques phytosociologiques IX « La végétation des forêts alluviales, Strasbourg 1980 », Rédacteur Pr. J.-M. Géhu, Éd. J. Cramer, p. 81-92.
- Pautou G., Girel J. & Borel J.L., 1992 – Initial repercussions and hydroelectric developments in the French Upper Rhone valley : a lesson for predictive scenarios propositions. *Environmental Management*, 16 (2) : 231-242.
- Pautou G., Girel J., Borel O., Manneville O. & Chalemont J., 1991 – Changes in flood-plain vegetation caused by damming : basis for a predictive diagnosis. *Terrestrial & aquatic ecosystems : Perturbation & Recovery* : 126-134.
- Pautou G., Girel J., Lachet B. & Ain G., 1979 – Recherches écologiques dans la vallée du Haut-Rhône français. *Doc. de Carto. Écologique*, Univ. Sci. & Méd. Grenoble, 63 p.
- Philippe J.-S., 1998 – Suivi écologique de deux expériences de pastoralisme à l'aide d'ovins dans le lit endigué de la Loire. Mémoire de DESS Université Paris VII.
- Piégay H., 1996 – La forêt d'inondation de cinq rivières du bassin rhodanien : de la notion de patrimoine écologique à celle d'« espace-tampon ». *Ann. Géo.* n° 590 : 347-368.
- Pinay, 1986 – Relations sol-nappe dans les bois riverains de la Garonne. Étude de la dénitrification. Thèse doctorat Etat, Lyon I, 198 p.
- Pineau C., 1995 – Diagnostic phytosociologique des prairies inondables ligériennes La Varenne - Les Ponts-de-Cé (Maine-et-Loire). DIREN Pays de la Loire, CPIE Loire et Mauges, INA Paris-Grignon, 47 p. + annexes.
- Planty-Tabacchi A.-M., 1993 – Invasions des corridors riverains fluviaux par des espèces végétales d'origine étrangère. Thèse Doctorat Univ. Paul Sabatier Toulouse III, 190 p. + annexes.

- Pont B., 1987 – La végétation alluviale de l’île de la Platière (Isère-Ardèche) : état actuel et dynamique. Rapport de stage Univ. J. Fourier, Grenoble I, 42 p. + annexes.
- Pujol D., 1999 – Suivi de la végétation des annexes hydrauliques et proposition d’un guide méthodologique pour leur restauration. Mém. Stage DESS IHCE, Univ. Tours, tome I : texte, 65 p., tome II : annexes.
- Rameau J.-C. & Schmidt A., 1984 – Les forêts alluviales de la plaine de la Saône. Colloques phytosociologiques IX « La végétation des forêts alluviales, Strasbourg 1980 », Rédacteur Pr. J.-M. Géhu, Éd. J. Cramer, p. 93-114.
- Rameau J.-C., Mansion D., Dumé G. Timbal J., Lecointe A., Dupont P. & Keller R., 1989 – Flore forestière française. Guide écologique illustré. Tome 1 : Plaines et collines. Paris, Institut pour le Développement Forestier, 1785 p.
- Rasplus L., 1982 – Contribution à l’étude géologique des formations continentales détritiques tertiaires du sud-ouest du bassin de Paris. Mém. Sci. géol., Strasbourg, n° 66, 227 p.
- Raunkiaer A., 1934 – The life forms of plants and statistical plant geography. Oxford, XVI, 632 p.
- Raynal-Roques A., 1994 – La botanique redécouverte. Ed. Belin et INRA, 512 p.
- Robbe G., 1993 – Les groupements végétaux du Morvan. Éd. Société d’histoire naturelle d’Autun, 159 p.
- Rodrigues S., 2000 – Approche des relations végétation-sédimentation dans un environnement fluviatile : cas de la Loire moyenne. DEA Univ de Bourgogne & Univ. de Tours, 54 p.
- Roisin P., 1969 – Le domaine phytogéographique atlantique d’Europe. Edit. J. Duculot, Gembloux, 262 p.
- Ronzon G., 1996 – Liste des plantes de l’Ecopôle du Forez. Ecopôle du Forez, FRAPNA Loire, Chambéon, 8 p.
- Rossignol M., Rossignol L., Oldeman R.A.A. & Benzine-Tizroutine S., 1998 – Struggle of life or the natural history of stress and adaptation. Natural History Book Service, NHBS, 237 p.
- Roulier C., 1998 – Typologie et dynamique de la végétation des zones alluviales de Suisse. Geobotanica Helvetica, Thèse Univ. de Neuchâtel, Suisse, Vol. I : texte, 137 p. + tableaux & figures ; Vol. II : annexes.
- Roux A.L. (sous la direction de), 1986 – Recherches interdisciplinaires sur les écosystèmes de la Basse-plaine de l’Ain (France) : Potentialités évolutives et gestion. *Doc. de Carto. Ecologique*, Univ. Sci. & Méd. Grenoble, 166 p.
- Roux A.L. (éd.), 1982 – Cartographie polythématique appliquée à la gestion écologique des eaux. Étude d’un hydrosystème fluvial : le Haut-Rhône français., Ed. du CNRS, Centre Région. Publ. Lyon, 113 p.
- Roux G. & Roux M., 1967 – A propos de quelques méthodes de classification en phytosociologie. *Revue de Statistique Appliquée*, **25** : 59-72.
- Royer J.-M., 1971 – A propos de quelques observations phytosociologiques sur le sud du département de la Nièvre (régions de Decize et Nevers). *Annales Scientifiques de l’Université de Besançon*, 3^{ème} Série, fasc. 10 : 117-129.
- Rubenstein M., 2000 – Cartographie de populations d’orme lisse (*Ulmus laevis* Pallas) des ripisylves du Val de Loire. Exemple de sites dans l’Orléanais et en Touraine. Stage IUT Tours, CEMAGREF Nogent-sur-Vernisson, 37 p. + annexes.
- Ruffinioni C., 1994 – Rôle des ripisylves dans la réduction des pollutions azotées diffuses en milieu fluvial. Thèse de Doctorat, Univ. P. Sabatier, Toulouse, 64 p. + annexes.

- Sanchez-Pérez J. M., Trémolières M. & Carbiener R., 1991 – Une station d'épuration naturelle des phosphates et nitrates apportés par les eaux de débordement du Rhin : la forêt alluviale à frêne et à orme. *C.R. Acad. Sci.*, Paris, t. 312, Série III : 395-402.
- Sanchez-Pérez, 1992 – Fonctionnement hydrochimique d'un écosystème forestier inondable de la plaine du Rhin. La forêt alluviale du secteur de Rhinau en Alsace. Thèse Univ. Strasbourg, 165 p.
- Schnitzler A. & Schlesier S., 1997 – Écologie, biogéographie et possibilités de contrôle des populations invasives de renouées asiatiques (*Fallopia japonica* et *Fallopia sachalinensis*) en Europe. Le cas particulier du bassin Rhin-Meuse. Rapport Agence de l'Eau Rhin-Meuse, 42p + annexes.
- Schnitzler A., 1988 – Typologie phytosociologique, écologique et dynamique des forêts alluviales du complexe ello-rhénan (plaine rhénane centrale d'Alsace). Thèse Doctorat Uni. L. Pasteur, Strasbourg, 1 vol. 485 p., 1 vol annexes 149 p.
- Schnitzler A., 1993 – Écologie des grandes lianes dans les forêts-galeries du Rhin et de l'Ill. *Bull. Assoc. Philomathique Als.-Lorr.*, T. **29** : 15-38.
- Schnitzler A., 1994 – Conservation of biodiversity in alluvial hardwood forests of the temperate zone. The example of the Rhine valley. *Forest Ecology and Management*, **68** : 385-398.
- Schnitzler A., 1995 – Les forêts alluviales des lits majeurs de l'Allier et de la Loire moyenne entre Villeneuve/Allier et La Charité/Loire, Étude phytosociologique, diagnostic de naturalité et propositions de renaturation. Laboratoire de phytoécologie, Univ. de Metz, 30 p. + planches + annexes.
- Schnitzler A., 1996 – Comparison of landscape diversity in forests of the upper Rhine and the middle Loire floodplains (France). *Biodiversity and Conservation* **5** : 743-758.
- Schnitzler A., 2002 – Fonctionnement hydrologique des grands fleuves européens. Rapport Univ. Metz, non publié.
- Schnitzler A., Cornier T., Gafta D.C., en cours – Succession in riverine landscapes. Contribution of the hierarchical, architectural concepts.
- Schnitzler A., Carbiener R., Trémolières M., 1992 – Ecological segregation between closely related species in the flooded forests of the upper Rhine plain. *New Phytol.*, **121** : 293-301.
- Schnitzler A., Eglin I., Robach F., Trémolières M., 1996 – Response of aquatic macrophyte communities to levels of P and N nutrients in an old swamp of the upper Rhine plain (Eastern France). *Écologie*, t. 27 (1) : 51-61.
- Schwabe A., 1991 – Zur Wiederbesiedlung von Auenwald-Vegetations-Komplexen nach Hochwasser-Ereignissen : Bedeutung der Diasporen-Verdriftung, der Generativen und Vegetativen Etablierung. *Phytocoenologia*, **20** : 65-94.
- Scott M.L., Friedman J.M. & Auble G.T., 1996 – Fluvial process and the establishment of bottomland trees. *Geomorphology*, **14** : 327-339.
- Siebel H., 1998 – Floodplain forest restoration. IBN Scientific Contributions 9, DLO Institute for Forestry and Nature Research (IBN-DLO), Wageningen.
- Simberloff D., 1981 – Community effects of introduced species. in Biotic crises in ecological and evolutionary time, sous la direction de Nitecki M.H., Academy press of London, p. 53-81.
- Sornicle R., 1993 – La Loire aux Braudins, Saint Benoît sur Loire (45). *Bull. Soc. Linn. Nord-Pic.*, T. **11** : 79-84.

- Splunder (van) I., 1997 – Floodplain forest. Willows and poplars along rivers. RIZA, rapport Directorate General for Public Works and Water Management.
- Staron G., 1993 – L'hiver dans le massif central français. Centre d'Études Foréziennes, Saint-Étienne, 402 p.
- Striedter K., 1988 – Le Rhin en Alsace du Nord au Subboréal. Genèse d'une terrasse fluviale holocène et son importance pour la mise en valeur de la vallée. *Bulletin Association du Quaternaire*, 1, : 1-50.
- Tabacchi E., 1992 – Variabilité des peuplements riverains de l'Adour. Influence de la dynamique fluviale à différentes échelles d'espace et de temps. Thèse Doctorat Univ. Paul Sabatier Toulouse III, 227 p.
- Tessier D., 1998 – Sites de Loire, Lussault-sur-Loire, Montlouis-sur-Loire, Noizay, Vernou-sur-Brenne, Vouvray, Indre-et-Loire : Inventaire du patrimoine végétal, propositions de gestion. Conservatoire du Patrimoine Naturel de la Région Centre, Programme Loire-Nature, Orléans, 108 p.
- Tessier D., Lemonnier J. & Botté F., 1999 – « Les Hauts de Bertignolles » Savigny-en-Véron, Indre-et-Loire. Inventaire du patrimoine naturel, propositions de gestion. Conservatoire du Patrimoine Naturel de la Région Centre, 104 p.
- Tourlet E.H., 1908 – Catalogue raisonné des plantes vasculaires du département d'Indre-et-Loire. Éd. P. Klincksiek, Paris et T. Tridon, Tours, 621 p.
- Townsend C.R., 1989 – The patch dynamics concept of stream community ecology. *J.N. Am. Benthol. Soc.* **8** (1) : 36-50.
- Trémolières M., Carbiener R., Exinger A. & Turlot J. C., 1988 – Un exemple d'interaction non compétitive entre espèces ligneuses : le cas du lierre arborescent (*Hedera helix* L.) dans la forêt alluviale. *Acta Oecologica ; Oecol. Plant.*, Vol. 9, n° 2 : 187-209.
- Tüxen R., 1950 – Mitteilungen der Floristisch-soziologischen Arbeitsgemeinschaft. C. J. Georg Glenewinkel, Stolzenau/Weser : 108-111.
- Vannote R.L., Minshall G.W., Cummings K.W., Sedell J.R. & Cushman C.E., 1980 – The river continuum concept. *Can. J. Fish. Aquatic Sci.*, **37** : 130-137.
- Verneaux J., 1973 – Cours d'eau de Franche-Comté (massif du Jura). Recherches écologiques sur le réseau hydrographique du Doubs ; essai de biotypologie. Thèse Univ. de Besançon, 257 p.
- Visset L. & Voeltzel D., 1989 – Le confluent Erdre-Loire : étude pollenanalytique du remplissage sédimentaire atlantique (Nantes-France). *Bull. AFEQ*, **3** : 121-127.
- Visset L., 1979 – Recherches palynologiques sur la végétation pléistocène et holocène de quelques sites du district phytogéographique de Basse-Loire. Soc. Sc. nat. Ouest France, Nantes, suppl. hors série, 282 p.
- Visset L., 1988 – The Brière Marshlands : a palynological survey. *New Phytol.* **110** : 409-424.
- Visset L., Pont C., Carcaud N., Bernard J. & Violot J.-M., 1999 – Étude paléoenvironnementale de la vallée du Lane du Néolithique au Moyen-Age, Saint-Nicolas de Bourgueil (Indre-et-Loire), la Prairie du Cassoir. *Quaternaire*, **10** (4) : 247-261.
- Voeltzel D., 1987 – Recherches pollenanalytiques sur la végétation holocène de la plaine alluviale de l'estuaire de la Loire et des coteaux environnants. Thèse de Doctorat, Univ. d'Aix-Marseille III, 175 p. + planches.
- Ward J.V. & Stanford J.A., 1995 – The serial discontinuity concept: extending the model to floodplain rivers. *Regulated Rivers, Research and Management*, **10**, 159-168.

- Ward J.V. Tockner K., & Schiemer F., 1999 – Ecological connectivity in alluvial river ecosystems and its disruption by flow regulation. *Regulated Rivers*, **10** : 159-168.
- Wasson J.-G., Béthémont J., Degorce J.-N., Dupuis B. & Joliveau T., 1993 – Approche écosystémique du bassin de la Loire: Éléments pour l'élaboration des orientations fondamentales de gestion, Phase I : État initial – Problématique. CEMAGREF Lyon, CRENAM, Univ. de Saint Etienne, 102 p. + atlas.
- Wattez J.-R. & Wattez A., 1999 – Deux espèces lacustres en forte raréfaction dans le nord de la France : une charophycée, *Nittellopsis obtusa*, et une phanérogame, *Nymphoides peltata*. *J. Bot. de la Soc. Bot. de Fr.*, n° **12** : 45-50.
- Webster J.R., 1975 – Analysis of potassium and calcium dynamics in stream ecosystems on three southern Appalachian watersheds of contrasting vegetation. Dissertation, University of Georgia, Athens, Georgia, USA.
- Weinstoerffer J. & Girardin P., 2000 – Assessment of the contribution of land use pattern and intensity to landscape quality : use of a landscape indicator. *Ecological Modelling* **130** : 95-109.
- Weiss D., Carbiener R. & Trémolières M., 1991 – Biodisponibilité comparée du phosphore en fonction des substrats et de la fréquence des inondations dans trois forêts alluviales rhénanes de la plaine d'Alsace. *C.R. Acad. Sci.*, Paris, t. 313, Série III : 245-251.
- Wilson M.V. & Shmida A., 1984 – Measuring beta diversity with presence-absence data. *J. Ecol.*, **72** : 1055-1064.
- Wisskirchen R. & Loiseau J.-E., 1999 – Sur la propagation récente de quelques thérophytes nitrophiles le long de la Loire et de l'Allier. *Acta Botanica Gallica*, **146** (3) : 247-258.
- Wisskirchen R., 1995 – Verbreitung und Ökologie von Flusser-Pioniergesellschaften (*Chenopodium rubri*) im mittleren und westlichen Europa. ed. Cramer, *Dissertationes Botanicae*, **236** : 1-375.
- Wisskirchen R., Kisteneich S. & Krause S., 1998 – Analysis of floristical and environmental gradients in the longitudinal profile of the Loire (France) – The use of riparian plant species for a biotypological river-zone classification. *Feddes Repertorium*, **109** (3-4) : 291-312.
- Zöckler C., Wenger E. & Madgwick J., 2001 – Assessment of WWF river and floodplain restoration projects in Europe. River restoration in Europe. Ed. H.J. Nijland & M.J.R. Cals, RIZA report 2001.023. RIZA Lelystad, p. 73-82

Codification des espèces pour l'ensemble des analyses statistiques								
1-Acer campestre	59-Bromus racemosus	118-Cornus sanguinea	175-Euphorbia stricta	233-Juncus tenuis	292-Myosotis sylvatica	351-Potentilla anserina	410-Salix cinerea	469-Teucrium scordium
2-Acer negundo	60-Bromus secalinus	119-Corrigiola littoralis	176-Evonymus europaeus	234-Koeleria pyramidata	293-Myosoton aquaticum	352-Potentilla argentea	411-Salix fragilis	470-Thalictrum flavum
3-Acer platanoides	61-Bromus sterilis	120-Corylus avellana	177-Fallopia convolvulus	235-Lactuca serriola	294-Myosurus minimus	353-Potentilla neumanniana	412-Salix purpurea	471-Thymus serpyllum
4-Acer pseudoplatanus	62-Bromus tectorum	121-Corynephorus canescens	178-Fallopia dumetorum	236-Lactuca sp.	295-Myriophyllum spicatum	354-Potentilla reptans	413-Salix sp.	472-Tilia platyphyllos
5-Achillea millefolium	63-Bryonia dioica	122-Crataegus monogyna	179-Fallopia x bohemica	237-Lactuca virosa	296-Myriopyllum sp.	355-Potentilla supina	414-Salix triandra	473-Tordylium maximum
6-Achillea ptarmica	64-Butomus umbellatus	123-Crepis capillaris	180-Festuca arundinacea	238-Lamium maculatum	297-Nuphar lutea	356-Primula veris	415-Salix viminalis	474-Torilis japonica
7-Aethusa cynapium	65-Callitriche sp.	124-Crepis setosa	181-Festuca gigantea	239-Lamium purpureum	298-Oenanthe aquatica	357-Prunella laciniata	416-Salix x-rubens	475-Trapogogon dubius
8-Agrimonia eupatoria	66-Callitriche stagnalis	125-Crucjata laevipes	182-Festuca longifolia	240-Lathyrus pratensis	299-Oenanthe fistulosa	358-Prunella vulgaris	417-Sambucus ebulus	476-Trapogogon pratensis
9-Agrostis capillaris	67-Calluna vulgaris	126-Cucubalus baccifer	183-Festuca pratensis	241-Leersia oryzoides	300-Oenanthe silaifolia	359-Prunus × fruticans	418-Sambucus nigra	477-Trifolium arvense
10-Agrostis stolonifera	68-Caltha palustris	127-Cuscuta europaea	184-Festuca rubra	242-Lemna minor	301-Oenothera biennis	360-Prunus avium	419-Sanguisorba minor	478-Trifolium campestre
11-Aira caryophyllea	69-Calystegia sepium	128-Cynodon dactylon	185-Filipendula ulmaria	243-Lemna minuta	302-Oenothera glazioviana	361-Prunus spinosa	420-Saponaria officinalis	479-Trifolium pratense
12-Alisma lanceolatum	70-Campanula rapunculoides	129-Cynosurus cristatus	186-Fraxinus angustifolia	244-Lemna trisulca	303-Oenothera sp.	362-Pseudognaphalium luteo-album	421-Saxifraga granulata	480-Trifolium repens
13-Alisma plantago-aquatica	71-Capsella bursa-pastoris	130-Cyperus esculentus	187-Fraxinus excelsior	245-Leontodon hispidus	304-Oenothera suaveolens	363-Pulicaria vulgaris	422-Saxifraga tridactylites	481-Trifolium sp.
14-Alliaria petiolata	72-Capsella rubella	131-Cyperus fuscus	188-Fritillaria meleagris	246-Leonurus marrubiastrum	305-Ononis spinosa	364-Quercus humilis	423-Scabiosa columbaria	482-Trifolium subterraneum
15-Allium vineale	73-Cardamine hirsuta	132-Cyperus michelianus	189-Galanthus nivalis	247-Lepidium virginicum	306-Onopordum acanthium	365-Quercus robur	424-Scilla autumnalis	483-Trisetum flavescens
16-Alnus glutinosa	74-Cardamine impatiens	133-Cytisus scoparius	190-Galeopsis tetrahit	248-Leucanthemum vulgare	307-Ornithogalum pyrenaicum	366-Ranunculus acris	425-Scirpus sylvaticus	484-Ulmus laevis
17-Alopecurus geniculatus	75-Cardamine pratensis	134-Dactylis glomerata	191-Galinsoga quadriradiata	249-Ligustrum vulgare	308-Ornithopus perpusillus	367-Ranunculus bulbosus	426-Scleranthus perennis	485-Ulmus minor
18-Alopecurus pratensis	76-Carduus crispus	135-Damasonium alisma	192-Galium aparine	250-Linaria vulgaris	309-Orobanche laevis	368-Ranunculus ficaria	427-Scrophularia canina	486-Ulmus nitens
19-Althaea officinalis	77-Carex acuta	136-Datura stramonium	193-Galium mollugo	251-Lindernia dubia	310-Oxalis dillenii	369-Ranunculus ficaria	428-Scrophularia nodosa	487-Urtica dioica
20-Amaranthus blitum subsp. emarginatus	78-Carex acutiformis	137-Datura stramonium var. tatula	194-Galium palustre	252-Lindernia dubia subsp. major	311-Oxalis fontana	370-Ranunculus fluitans	429-Scrophularia umbrosa	488-Utricularia australis
21-Amaranthus bouchonii	79-Carex hirta	138-Daucus carota	195-Galium palustre subsp. elongatum	253-Logfia arvensis	312-Panicum capillare	371-Ranunculus paludosus	430-Scutellaria galericulata	489-Valerianella locusta
22-Amaranthus hybridus	80-Carex ligerica	139-Deschampsia cespitosa	196-Galium sp.	254-Logfia minima	313-Papaver rhoeas	372-Ranunculus peltatus	431-Scutellaria hastifolia	490-Verbascum blattaria
23-Ambrosia artemisiifolia	81-Carex praecox	140-Dianthus armeria	197-Galium verum	255-Lolium perenne	314-Parthenocissus inserta	373-Ranunculus penicillatus	432-Sedum acre	491-Verbascum pulverulentum
24-Anagallis arvensis	82-Carex pseudocyperus	141-Digitaria sanguinalis	198-Genista tinctoria	256-Lotus corniculatus	315-Parthenocissus quinquefolia	374-Ranunculus repens	433-Sedum album	492-Verbascum sp.
25-Angelica sylvestris	83-Carex remota	142-Dipsacus fullonum	199-Geranium columbinum	257-Lotus pedunculatus	316-Paspalum distichum	375-Ranunculus sardous	434-Sedum rubens	493-Verbascum thapsus
26-Anthoxanthum odoratum	84-Carex riparia	143-Dryopteris filix-mas	200-Geranium dissectum	258-Ludwigia palustris	317-Petrorrhagia prolifera	376-Ranunculus sceleratus	435-Sedum rupestre	494-Verbena officinalis
27-Arctium lappa	85-Carex sp.	144-Echinochloa crus-galli	201-Geranium molle	259-Ludwigia peploides	318-Phalaris arundinacea	377-Ranunculus sp.	436-Sedum telephium	495-Veronica acinifolia
28-Arenaria leptoclados	86-Carex spicata	145-Echinochloa muricata	202-Geranium pusillum	260-Lupinus angustifolius	319-Phleum phleoides	378-Ranunculus trichophyllum	437-Senecio aquaticus	496-Veronica anagallis-aquatica
29-Arenaria serpyllifolia	87-Carpinus betulus	146-Echinochloa muricata subsp. microstachya	203-Geranium robertianum	261-Luzula campestris	320-Phleum pratense	379-Ranunculus tuberosus	438-Senecio jacobaea	497-Veronica arvensis
30-Aristolochia clematitis	88-Centaurea jacea	147-Echinops sphaerocephalus	204-Geranium robertianum subsp. purpureum	262-Lycopersicon esculentum	321-Physalis alkekengi	380-Rhamnus cathartica	439-Senecio viscosus	498-Veronica beccabunga
31-Armeria arenaria	89-Centaurea maculosa	148-Echium vulgare	205-Geranium rotundifolium	263-Lycopus europaeus	322-Picris echinoides	381-Rhinanthus minor	440-Senecio vulgaris	499-Veronica chamaedrys
32-Arrhenatherum elatius	90-Centaureum erythraea	149-Eleocharis acicularis	206-Geum urbanum	264-Lysimachia nummularia	323-Picris hieracioides	382-Ribes rubrum	441-Setaria pumila	500-Veronica hederifolia
33-Artemisia campestris	91-Cerastium brachypetalum	150-Eleocharis palustris	207-Glechoma hederacea	265-Lysimachia vulgaris	324-Pinus pinaster	383-Ribes uva-crispa	442-Setaria viridis	501-Veronica peregrina
34-Artemisia vulgaris	92-Cerastium fontanum	151-Elodea canadensis	208-Glyceria fluitans	266-Lythrum hyssopifolia	325-Plantago lanceolata	384-Robinia pseudoacacia	443-Sherardia arvensis	502-Veronica persica
35-Arum italicum	93-Cerastium glomeratum	152-Elyturgia campestris	209-Glyceria maxima	267-Lythrum salicaria	326-Plantago major	385-Roegneria canina	444-Silene flos-cuculi	503-Veronica scutellata
36-Arum maculatum	94-Cerastium pumilum	153-Elyturgia campestris x intermedia	210-Gnaphalium uliginosum	268-Malus sylvestris	327-Plantago major subsp. intermedia	386-Rorippa amphibia	445-Silene latifolia	504-Veronica verna
37-Asparagus officinalis	95-Cerastium semidecandrum	154-Elyturgia campestris x repens	211-Gypsophila muralis	269-Malva alcea	328-Plantago scabra	387-Rorippa austriaca	446-Sinapis arvensis	505-Vicia hirsuta
38-Asperula cynanchica	96-Ceratophyllum demersum	155-Elyturgia repens	212-Hedera helix	270-Matricaria perforata	329-Poa angustifolia	388-Rorippa palustris	447-Sisymbrium officinale	506-Vicia lathyroides
39-Asplenium scolopendrium	97-Chaerophyllum temulum	156-Epilobium hirsutum	213-Helianthemum nummularium	271-Matricaria recutita	330-Poa annua	389-Rorippa sylvestris	448-Solanum dulcamara	507-Vicia sativa
40-Aster lanceolatus	98-Chara globularis	157-Epilobium montanum	214-Heracleum sphondylium	272-Medicago arabica	331-Poa nemoralis	390-Rosa arvensis	449-Solanum nigrum	508-Vicia sativa subsp. nigra
41-Astragalus glycyphyllos	99-Chara vulgaris	158-Epilobium tetragonum subsp. lamyi	215-Herniaria glabra	273-Medicago falcata	332-Poa palustris	391-Rosa canina	450-Solanum villosum	509-Vicia sepium
42-Atriplex prostrata	100-Chelidonium majus	159-Epipactis helleborine	216-Hirschfeldia incana	274-Medicago lupulina	333-Poa pratensis	392-Rosa rubiginosa	451-Solidago gigantea	510-Vicia sp.
43-Avenula pubescens	101-Chenopodium album	160-Equisetum arvense	217-Holcus lanatus	275-Medicago minima	334-Poa sp.	393-Rosa sp.	452-Sonchus arvensis	511-Viola odorata
44-Azolla filiculoides	102-Chenopodium ambrosioides	161-Equisetum fluviatile	218-Hordeum secalinum	276-Melampyrum arvense	335-Poa trivialis	394-Rosa villosa	453-Sonchus asper	512-Viola reichenbachiana
45-Barbarea intermedia	103-Chenopodium botrys	162-Equisetum palustre	219-Humulus lupulus	277-Melilotus albus	336-Polygonatum multiflorum	395-Rubus caesius	454-Sonchus oleraceus	513-Viola riviniana
46-Barbarea vulgaris	104-Chenopodium polyspermum	163-Equisetum ramosissimum	220-Hydrocharis morsus-ranae	278-Mentha aquatica	337-Polygonum amphibium	396-Rubus fruticosus	455-Sonchus sp.	514-Viola sp.
47-Bellis perennis	105-Chenopodium rubrum	164-Equisetum x moorei	221-Hypericum hirsutum	279-Mentha pulegium	338-Polygonum aviculare	397-Rumex acetosa	456-Sorghum halepense	515-Viscum album
48-Berteroa incana	106-Chondrilla juncea	165-Eragrostis pectinacea	222-Hypericum perforatum	280-Mentha suaveolens	339-Polygonum hydropiper	398-Rumex acetosella	457-Sparganium erectum	516-Vitis sp.
49-Bidens cernua	107-Circea lutetiana	166-Eragrostis pilosa	223-Hypochaeris glabra	281-Mercurialis annua	340-Polygonum lapathifolium	399-Rumex conglomeratus	458-Spergula pentandra	517-Vulpia bromoides
50-Bidens cernua	108-Cirsium arvense	167-Erigeron annuus	224-Hypochaeris radicata	282-Mibora minima	341-Polygonum mite	400-Rumex crispus	459-Spirodela polyrhiza	518-Vulpia myuros
51-Bidens frondosa	109-Cirsium eriophorum	168-Erodium aethiopicum	225-Impatiens capensis	283-Micropyrum tenellum	342-Populus canescens	401-Rumex maritimus	460-Stachys palustris	519-Xanthium albinum
52-Bidens tripartita	110-Cirsium palustre	169-Erodium cicutarium	226-Impatiens glandulifera	284-Morus alba	343-Populus nigra	402-Rumex obtusifolius	461-Stachys sylvatica	520-Xanthium saccharatum
53-Bolboschoenus maritimus	111-Cirsium vulgare	170-Eryngium campestre	227-Iris pseudacorus	285-Muscari neglectum	344-Populus sp.	403-Rumex pulcher	462-Stellaria graminea	
54-Brachypodium sylvaticum	112-Clematis vitalba	171-Erysimum cheiranthoides	228-Jasione montana	286-Mycelis muralis	345-Populus tremula	404-Rumex sanguineus	463-Stellaria media	
55-Brassica nigra	113-Coincya cheriranthos	172-Eupatorium cannabinum	229-Juglans regia	287-Myosotis arvensis	346-Portulaca oleracea	405-Rumex thyrsiflorus	464-Symphytum officinale	
56-Bromus commutatus	114-Colchicum autumnale	173-Euphorbia cyparissias	230-Juncus bufonius	288-Myosotis discolor	347-Potamogeton gramineus	406-Sagittaria sagittifolia	465-Tamus communis	
57-Bromus erectus	115-Conium maculatum	174-Euphorbia esula	231-Juncus pygmaeus	289-Myosotis ramosissima	348-Potamogeton nodosus	407-Salix acuminata	466-Tanacetum vulgare	
58-Bromus hordeaceus	116-Convolvulus arvensis		232-Juncus sp.	290-Myosotis scorpioides	349-Potamogeton pectinatus	408-Salix alba	467-Taraxacum erythrospermum	
	117-Comyza canadensis			291-Myosotis stricta	350-Potamogeton sp.	409-Salix caprea	468-Taraxacum officinale	

RESUME / ABSTRACT

La Loire, souvent qualifiée de « dernier fleuve sauvage d'Europe », a été aménagée dès l'Antiquité. A la différence de nombreux grands fleuves, elle n'a que peu bénéficiée de recherches en écologie. La végétation alluviale constitue un excellent intégrateur des conditions physiques, biologiques et anthropiques de l'hydrosystème. La caractérisation des communautés végétales a été réalisée grâce aux méthodes phytosociologiques, complétées par une quantification des paramètres abiotiques structurant le fonctionnement de l'hydrosystème (hydrologie, flux énergétiques, caractères édaphiques). L'étude des successions dans les forêts alluviales a fait l'objet d'une approche structurale. Ces investigations ont été menées sur sept sites répartis sur 500 km du cours moyen de la Loire. Les analyses statistiques ont permis de confirmer les corrélations qui existaient entre les conditions stationnelles et la flore associée ; elles ont également permis de mettre en évidence et de hiérarchiser les facteurs abiotiques qui structuraient le mieux la distribution spatiale des communautés végétales. Ainsi, l'inondabilité, la texture du substrat et le positionnement par rapport aux flux énergétiques sont d'excellents paramètres intégrateurs. Les connaissances acquises permettent d'établir une typologie écologique et phytosociologique complète de la végétation, ainsi que l'élaboration de schémas d'organisation et d'évolution des communautés végétales dans le temps. Pour les forêts alluviales, la méthode architecturale a démontré son efficacité sur la Loire dans la compréhension des processus sylvigéniques. Enfin, la confrontation de ces résultats autorise la mise en place d'un modèle prédictif d'évolution de la végétation. Ce modèle permettra de tester différents scénarios de gestion ou d'aménagement de l'hydrosystème dans un souci de conservation dynamique de la biodiversité.

Mots-clés : Loire, végétation alluviale, phytoécologie, hydrosystème, biodiversité, flore, dynamique, successions, modèle, architecture forestière.

The Loire, often qualified as the « last wild river of Europe », was fitted out from the Antiquity. This river, unlike numerous big rivers, little benefited only from researches in ecology. The alluvial vegetation is an excellent integrator of the physical, biological and human conditions of floodplain ecosystems. The plant communities was characterized by phytosociological methods, completed by a quantification of the abiotic parameters structuring the functioning of floodplain ecosystems (hydrology, energy streams, soil parameters). The study of successions in alluvial forests was the object of a structural approach. These investigations were led on seven sites distributed on 500 km of the middle Loire. The statistical analyses allowed to confirm the correlations which existed between ecological conditions and the associated flora ; they also allowed to put in evidence and to organize into a hierarchy the site factors which structured best the spatial distribution of plant communities. So, flood frequency, texture of the substrate and location with regard to the energy streams are excellent integrating parameters. Acquired knowledge makes it possible to establish ecological and phytosociological typologies and of the vegetation, and an elaboration of diagrams of organization and evolution of plant communities in the time. For alluvial forests, the architectural method demonstrated its efficiency on the Loire in the understanding of sylvigenesis processes. Finally, the confrontation of these results authorizes the implementation of a predictive model of evolution of the vegetation. This model will allow to test various scenarios of management of floodplain ecosystems with a care of dynamic conservation of biodiversity.

Key-words : Loire, alluvial vegetation, phytoecology, floodplain ecosystems, biodiversity, flora, ecological dynamic, successions, model, forest architecture.